Paris 1970

ORSAY Série A N° d'ordre 701

C.N.R.S. A.O. 6183

ARTICLES PRINCIPAUX

recouvrant en tout

LA THESE

de

DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY

par

Philippe CHARTIER

pour obtenir

le grade de docteur ès-sciences

Sujet de Thèse : ETUDE DE L'ASSIMILATION NETTE D'UNE CULTURE COUVRANTE

Soutenue le 30 Octobre 1970, devant la Commission d'Examen :

MM.	LEMEL	Président
	BOURDU	)
	MOYSE	) Examinateurs
	HALLAIRE	)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41523705_0076

Ann. Physiol. vég., 1969, **11** (2), 123-159.

ASSIMILATION NETTE D'UNE CULTURE COUVRANTE

I. — Détermination de l'assimilation nette de la culture a partir d'une analyse théorique

P. CHARTIER

Station centrale de Bioclimatologie,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

Annales de Physiologie végétale
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, Paris-7e

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Ann. Physiol. vég., 1969, **11** (2), 123-159.

ASSIMILATION NETTE D'UNE CULTURE COUVRANTE

I. — Détermination de l'assimilation nette de la culture a partir d'une analyse théorique [1]

P. CHARTIER

Station centrale de Bioclimatologie,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Les assimilations nettes des différentes couches d'une culture peuvent être calculées à partir de l'assimilation nette de chacune des feuilles et de la répartition de l'énergie lumineuse d'origine solaire entre les feuilles de la culture. Le second aspect est seul développé dans cet article. D'une manière plus précise on se propose de déterminer un ensemble cohérent de grandeurs à mesurer simultanément sur la même culture pour en calculer l'assimilation nette. Les résultats relatifs à une culture de Maïs (I. N. R. A., F 7 E P1, indice foliaire 3, 1, par ciel clair, à midi) sont fournis à titre d'exemple (fig. 1). La liste des hypothèses introduites (tabl. 4) précise les limites d'application du modèle.

INTRODUCTION

Les hommes n'utilisent en général qu'une partie des plantes qu'ils cultivent : l'épi du maïs, la feuille du tabac, le fruit du pommier. L'analyse des phénomènes de développement du végétal et celle des migrations des produits élaborés par la photosynthèse sont donc des phases indispensables à l'étude de la production d'une culture. Au préalable, il est toutefois nécessaire de bien connaître les mécanismes d'assimilation nette de cette culture qui fournissent, à chaque instant, la quantité de matière première à partir de laquelle se construisent les plantes. L'étude de l'assimilation nette de la culture, objet du présent travail, ne peut donc pas fournir à elle seule une réponse concrète aux préoccupations des producteurs ou de la collectivité.

[1] Cet article correspond à l'article principal d'une thèse de Doctorat d'État préparée sous la direction du professeur Lemée (Écologie végétale, Orsay).

L'assimilation nette est un bilan entre la photosynthèse et la respiration. Ces phénomènes sont étudiés à différents niveaux d'investigation, de la molécule de chlorophylle à l'hectare de culture ou de végétation naturelle. Il faut, tout d'abord, souligner qu'un tel changement d'échelle se traduit par l'apparition de nouveaux facteurs et par la possibilité d'en négliger d'autres. Par exemple, les problèmes posés par la structure des pigments chlorophylliens s'estompent à l'échelle de la parcelle, la connaissance de la surface des feuilles ou de l'arrangement du feuillage d'un autre côté ne sont pas utiles à la compréhension des mécanismes de carboxylation. Le passage d'un niveau d'organisation élémentaire à un niveau d'organisation plus complexe conduit donc à une simplification de certains facteurs dont on ne retiendra, en général, qu'un effet global.

L'étude de l'assimilation nette de la culture exige par ailleurs que les phénomènes mesurés soient supposés constants sur un laps de temps, choisi plus ou moins arbitrairement (de quelques secondes à quelques heures). Ce dernier caractérise l'échelle de temps inhérent à l'étude. Le choix d'une échelle de temps courte dans la détermination de l'assimilation nette permet de mettre cette dernière en rapport avec les facteurs climatiques qui sont beaucoup trop variables dans les conditions naturelles sur des périodes plus longues, en raison du cycle diurne notamment.

La production de matière sèche d'une culture pendant cette période est égale à la somme de l'assimilation nette de chacune des feuilles constituant le couvert végétal à condition d'en déduire les pertes par respiration des tissus non chlorophylliens (racines etc.). Ce dernier aspect, bien que très important, ne sera pratiquement pas abordé dans ce travail.

L'intensité des échanges de gaz carbonique au niveau d'une feuille dépend fortement des conditions climatiques auxquelles elle est soumise ; ce fait bien connu sera l'objet de l'étude théorique et expérimentale développée dans la seconde partie de cet article, synthèse de travaux antérieurs (Chartier 1966 *b*, Chartier 1966 *c*, Chartier, 1969, Chartier, Chartier, Catsky, 1970). En outre, les conditions climatiques à un instant donné sont variables selon la position de la feuille au sein d'une même culture. Les valeurs de l'éclairement, par exemple, sont très différentes. Au sol l'éclairement est souvent égal à quelque pour cent de sa valeur au sommet de la végétation. En conséquence, l'analyse de l'assimilation de la culture toute entière suppose que l'étude de la structure du couvert végétal (répartition spatiale des feuilles et des tiges, inclinaison des feuilles, etc.) et du microclimat lumineux au sein du feuillage soit entreprise. Ces dernières sont abordées dans le présent article.

D'une manière plus précise l'objectif que l'on s'est fixé est de savoir déterminer à tout instant la valeur de l'assimilation nette des différentes couches d'une culture couvrante et par conséquent de la culture toute entière. Une culture est dite couvrante lorsque la végétation recouvre entièrement le sol et que l'inévitable hétérogénéité du feuillage garde les mêmes caractéristiques en tous les points.

La figure 1 relative à un champ de maïs représente les premiers résultats de ce type obtenus en 1969 à La Minière (78).

Une première analyse théorique relative à l'assimilation nette d'un couvert homogène (culture couvrante sans tache de soleil) a déjà fait l'objet d'une publication de l'auteur (Chartier 1967). L'absence de tache de soleil avait alors permis de ne considérer qu'une seule valeur de l'éclairement pour chaque niveau. En fait la présence de nombreuses taches de soleil dans la végétation introduit une hétéro-

généité qui conduit à retenir de multiples valeurs de l'éclairement à chaque niveau compte tenu du caractère directionnel du rayonnement solaire direct. En effet, les feuilles, à l'emplacement des taches de soleil, peuvent être orientées perpendiculairement au rayonnement solaire direct (l'éclairement est alors maximal) ou parallèlement à ce dernier (l'éclairement est alors minimal pour une feuille ensoleillée) ou bien encore prendre toutes les valeurs intermédiaires. On verra que l'angle φ entre le rayonnement solaire direct et la normale à la feuille, ou plus exactement le cosinus de cet angle, joue un rôle primordial dans cette étude.

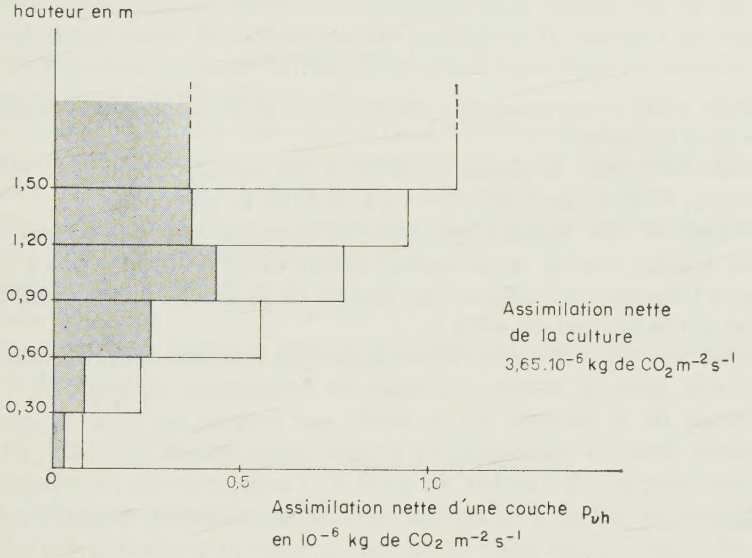


FIG. 1. — *Assimilation nette des différentes couches des feuilles d'une culture de maïs*
L'assimilation nette totale des feuilles de la culture est égale à 3,65 10^{-6} kg CO_2 m^2 s^{-1} ; pour passer à la valeur correspondante en matière sèche, on posera :

1 kg de CO_2 = 0,64 kg de matière sèche.

La contribution des feuilles à l'ombre (zone hachurée, 1,54 · 10^{-6} kg de CO_2 $m^{-2}s^{-1}$ pour la culture entière) et celle des feuilles ensoleillées (zone claire, 2,11 · 10^{-9} kg de CO_2 m^{-2} s^{-1} pour la culture entière) sont indiquées sur la figure.
Champs de maïs-hybride F_2 de l'I. N. R. A. (F7 EP1)– indice foliaire 3,1– hauteur 2,10 m.
La Minière (78), le 6-8-1969 à 12 heures, Temps Solaire Vrai, ciel complètement dégagé.

On a négligé lors de cette première série de mesures le rôle des épis, des épillets et des tiges, l'influence de l'âge sur l'assimilation nette des feuilles et celle des modifications de la composition spectrale de la lumière au sein du feuillage. Les apports des différentes études théoriques précédemment publiées seront indiqués à la suite de cette analyse afin de ne pas en rompre l'enchaînement. Par ailleurs, on s'est efforcé de suivre un plan tel que chaque nouveau paragraphe apparaisse comme le développement d'un point particulier précédemment inscrit dans un ensemble plus complet. Les hypothèses faites ou les simplifications admises qui donnent en définitive les limites de n'importe quel modèle, seront numérotées (H_i) et rappelées dans le tableau 4.

Par ailleurs, l'objectif que l'on s'est fixé étant de définir un schéma d'expérimentation, il convient de préciser cette dernière notion ; un schéma d'expérimentation se traduira essentiellement par le choix d'un ensemble, cohérent et limité, des mesures qu'il est nécessaire de faire simultanément pour pouvoir déterminer l'assi-

milation nette de la culture ; on rappellera que le nombre de mesures que l'on pourrait concevoir *a priori* en vue d'une étude de ce type est très élevé.

On conseillera au lecteur de ne voir, dans les premières démarches, que des enchaînements logiques qui ne sont pas tous, à ce stade, justifiables de mesures directes. C'est l'objet même de ce travail que d'aboutir à des termes qui pourront, eux, être mesurés.

SYMBOLES

I. — *Lettres grecques.*

φ Angle entre le rayonnement solaire direct et la normale à la feuille issue de la face inférieure.

ν Indice indiquant le numéro d'ordre d'une couche ; pour une culture couvrante, $\nu = o$ au sommet, $\nu = n$ à la base de la végétation.

$\pi_{\nu hj}$ Fréquences des angles φ que font les normales issues des faces inférieures des feuilles avec le rayonnement solaire direct telles que $\cos\varphi$ soit égal j ; cette fréquence est relative aux feuilles de la couche ν et à l'instant caractérisé par la hauteur du soleil h.

π_{hj} Terme identique à $\pi_{\nu hj}$ si l'on ne sépare pas les différentes couches de feuilles.

θ Azimut dans un système cartésien de coordonnées (angle).

θ_{ijh} Azimut de la normale à une feuille par rapport au plan du rayonnement solaire direct ; l'inclinaison sur le plan horizontal est égale à i ; l'instant est caractérisé par la hauteur du soleil h ; l'angle entre le rayonnement solaire direct et la normale à la feuille issue de la face inférieure est égal à φ ($\cos\varphi = j$

II. — *Lettres romaines minuscules.*

f Indice foliaire partiel ; surface d'une partie de feuilles de la culture rapportée à l'unité de surface de sol.

f_ν Indice foliaire partiel de l'ensemble des feuilles de la couche ν.

$f_{\nu hj}$ Indice foliaire partiel de l'ensemble des feuilles (ou des parties de feuilles) ensoleillées de la couche ν qui est soumis à une valeur d'éclairement $E_{\nu hj}$, à un instant caractérisé par h ; ou indice foliaire partiel de l'ensemble des feuilles ensoleillées de la couche ν dont les normales issues des faces inférieures font un angle φ avec le rayonnement solaire direct ($\cos\varphi = j$) à un instant caractérisé par h.

$f_{\nu ho}$ Indice foliaire partiel de l'ensemble des feuilles (ou des parties de feuilles) ombragées de la couche ν à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h.

$f_{\nu hs}$ Indice foliaire partiel de l'ensemble des feuilles (ou des parties de feuilles) ensoleillées de la couche ν à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h.

$f'_{\nu hj}$ Projection sur le plan horizontal de $f_{\nu hj}$.

$f''_{\nu hj}$ Même définition que $f_{\nu hj}$ dans le cas où l'on considère la totalité des feuilles de la couche ν et non plus les feuilles ensoleillées seulement (après une défoliation des couches supérieures par exemple).

$f_{\nu i}$ Indice foliaire partiel des feuilles de la couche ν qui ont une inclinaison égale à i par rapport au plan horizontal.

h Hauteur du soleil (angle).

i Inclinaison d'une feuille ou d'un élément de feuille par rapport au plan horizontal (angle).

j Valeur de cos φ.

n Nombre total des couches d'une culture (valeur maximale de ν).

$\vec{n}$ Vecteur unitaire définissant la direction de la normale à une feuille.

p Assimilation nette totale de la culture (kg de $CO_2 m^{-2} s^{-1}$).

p' Assimilation nette de l'ensemble des feuilles de la culture (kg de CO_2 $m^{-2} s^{-1}$).

$p_{\nu h}$ Assimilation nette de l'ensemble des feuilles de la couche ν au cours de la période pendant laquelle la hauteur du soleil reste dans la classe de hauteur centrée sur h (kg de $CO_2 m^{-2} s^{-1}$).

$q_{\nu i}$ Fréquence des feuilles (dans la couche ν) d'inclinaison égale à i.

s Surface des taches de soleil mesurée sur un plan horizontal, rapportée à l'unité de surface de sol, dans le cas d'une culture couvrante.

$s_{\nu h}$ Valeur de s dans le plan horizontal situé à la base de la couche ν à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h.

s_{nh} Valeur de $s_{\nu h}$ au sol ($\nu = n$).

t Temps (s).

t_h Temps pendant lequel la hauteur du soleil reste dans une classe de hauteur centrée sur h (s).

III. — *Lettres romaines majuscules.*

$A_{\nu h}$ Rayonnement diffus ascendant à la base de la couche ν, à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h, dans le cas d'une culture couvrante ($W m^{-2}$).

A_{nh} Valeur de $A_{\nu h}$ au sol ($\nu = n$) ($W m^{-2}$).

A_{oh} Valeur de $A_{\nu h}$ au sommet de la végétation ($\nu = o$) ($W m^{-2}$).

$D_{\nu h}$ Rayonnement diffus descendant, à la base de la couche ν, à un instant caractérisé par h, dans le cas d'une culture couvrante ($W m^{-2}$).

D_{nh} Valeur de $D_{\nu h}$ au sol ($W m^{-2}$).

D_{oh} Valeur de $D_{\nu h}$ au sommet de la végétation ou rayonnement solaire diffusé par le ciel ($W m^{-2}$).

$E_{\nu hj}$ Valeur de l'éclairement (indice j) ou énergie lumineuse incidente d'une feuille de la couche ν, à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h ; la valeur de l'éclairement pour une feuille ensoleillée dépend de l'angle φ entre la normale issue de sa face inférieure et les rayons solaires directs cos $\varphi = j$ ($W m^{-2}$).

$I_{\nu h}$ Éclairement du plan horizontal situé à la base de la couche ν à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h ($W m^{-2}$).

J_h Énergie du rayonnement solaire direct, mesurée sur un plan perpendiculaire aux rayons, à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h ($W m^{-2}$).

N Assimilation nette de l'unité de surface de feuille (kg de $CO_2 m^{-2} s^{-1}$).

$N_{\nu hj}$ Assimilation nette d'une unité de surface de feuille de la couche ν à un instant caractérisé par la hauteur du soleil h et soumise à un éclairement $E_{\nu hj}$ ou bien (cas d'une feuille ensoleillée) dont la normale issue de la face inférieure fait avec les rayons solaires directs un angle φ tel que cos $\varphi = j$ (kg de $CO_2 m^{-2} s^{-1}$).

$U_{\nu h}$ Ombre portée ou projection sur le plan horizontal selon les rayons solaires directs, d'une couche de feuilles ensoleillées d'indice foliaire $f = 1$, à un instant caractérisé par la hauteur de soleil h ; les caractéristiques d'orientation des feuilles de cette couche par rapport au rayonnement solaire direct (valeurs de $\pi_{\nu hj}$) sont les mêmes que celles de la couche ν.

I. — SCHÉMA GÉNÉRAL

1. 1. — *Division de la culture en couches*

L'analyse de l'assimilation nette d'un couvert végétal quelconque (culture couvrante ou arbre isolé) exige tout d'abord que l'on divise la culture en couches de végétation relativement homogènes au point de vue physiologique et microclimatique (zones comprises entre deux plans horizontaux plus ou moins voisins dans le cas d'une culture couvrante, ou bien zones comprises entre deux surfaces courbes dans le cas de la frondaison d'un arbre fruitier). On attachera un indice ν à chaque couche ainsi définie, la culture étant divisée en n couches. Si l'on considère une culture couvrante, la couche supérieure porte le numéro 1 ($\nu = 1$) et la couche inférieure au voisinage du sol porte le numéro n ($\nu = n$).

Par exemple, dans le cas d'une culture de maïs de 210 cm de hauteur (La Minière, 1969) on a défini des couches de 30 cm.

Le problème se ramène maintenant à l'analyse de ce qui se passe dans une seule couche ν. On repassera ensuite de la couche ν à la culture en répétant n fois les opérations prévues pour une couche et en additionnant les résultats ; démarche répétitive qui n'apportera rien de plus quant au fond même si, comme c'est d'ailleurs le cas, les valeurs numériques des différents termes mesurés ne sont pas égales.

1. 2. — *Valeurs de l'éclairement dans une couche*

Compte tenu de la dépendance étroite entre l'assimilation nette et l'éclairement, il faut tout d'abord préciser les conditions d'éclairement auxquelles les feuilles de la couche ν peuvent être soumises, à un instant donné. Les feuilles d'une couche peuvent être situées :

— dans une zone d'ombre dans laquelle on admettra que les conditions d'éclairement varient relativement peu ;

— dans une zone de lumière dans laquelle les conditions d'éclairement varient beaucoup selon l'orientation de la feuille par rapport au rayonnement solaire direct.

$E_{\nu hj}$ désignera donc une valeur particulière (indice j) de l'éclairement incident parmi ceux que l'on trouve dans la couche considérée (indice ν) à un instant donné (indice h). On verra ultérieurement qu'une valeur particulière de l'éclairement (indice j), pour une feuille ensoleillée, correspond à la valeur du cosinus de l'angle φ entre le rayonnement solaire direct et la normale à la feuille ($\cos \varphi = j$). En outre on verra également qu'il est avantageux de caractériser l'heure en un lieu et pour une date donnés à l'aide de la hauteur du soleil (indice h).

L'étude des variations de $E_{\nu hj}$ dans la couche ν, nécessaire à la construction des différentes classes d'éclairement, fait l'objet du paragraphe 21. La définition de $E_{\nu hj}$ donnée ci-dessus, plus simple que celle utilisée plus loin et rappelée dans la liste des symboles, est néanmoins suffisante au début de ce texte.

1. 3. — *Assimilation nette des feuilles d'une couche*

L'assimilation nette des feuilles de la couche ν, à l'instant caractérisé par h soit $p_{\nu h}$ peut être déterminée si l'on connaît :

— la valeur de l'assimilation nette d'une unité de surface de feuille $N_{\nu hj}$ pour chaque valeur de l'éclairement $E_{\nu hj}$ auxquelles les feuilles de la couche ν, à l'instant caractérisé par h, peuvent être soumises ;

— la surface des feuilles $f_{\nu hj}$ de la couche ν, à l'instant caractérisé par h, qui est soumise à chaque éclairement $E_{\nu hj}$.

$$p_{\nu h} = \sum_{j} (N_{\nu hj} f_{\nu hj}) \tag{1}$$

En fait, c'est bien dans l'obtention des valeurs de $E_{\nu hj}$ et de $f_{\nu hj}$ que réside toutes les difficultés dans la détermination de l'assimilation nette de la culture sur une certaine période. C'est pourquoi, on supposera tout d'abord, le problème résolu, afin de régler une fois pour toutes le passage de l'assimilation nette instantanée d'une couche à l'assimilation nette de la culture entière pendant une certaine période. Puis on étudiera :

— la relation entre l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille N et l'éclairement incident E qui est l'objet de la seconde partie du présent travail ;

— la détermination de la surface de feuille $f_{\nu hj}$ de la couche ν soumise à l'éclairement $E_{\nu hj}$ qui sera abordée dans les paragraphes suivants dans le cas des cultures couvrantes.

Au cours de ce paragraphe, une hypothèse a été faite sur laquelle on ne reviendra pas et qu'il convient d'énoncer ici :

H_1. Il existe, dans une couche et à un instant donnés, un seul type de feuille permettant d'associer à une valeur de l'éclairement $E_{\nu hj}$, une seule valeur de l'assimilation nette $N_{\nu hj}$.

1. 4. — *Assimilation nette de la culture*

La détermination de l'assimilation nette d'une couche, à l'instant caractérisé par h, doit être répétée pour toutes les couches, soit n fois. On obtient ainsi l'assimilation nette des feuilles de la culture à l'instant caractérisé par h, soit p_h :

$$p_h = \sum_{\nu=1}^{\nu=n} (p_{\nu h}) \tag{2}$$

Afin de pouvoir déterminer l'assimilation nette des feuilles de la culture pendant une période donnée, soit p', il faut diviser cette période en intervalles de temps assez petits pour que les grandeurs étudiées puissent être considérées comme constantes.

On introduira donc, d'une part l'heure correspondant au centre d'un intervalle de temps ainsi défini, caractérisée par le symbole h et d'autre part la durée de cet intervalle, soit t_h (la largeur t_h d'une classe de temps peut varier avec l'heure h).

$$p' = \sum_h (p_h t_h) \tag{3}$$

Enfin, l'assimilation nette de la culture, soit p, s'obtient à partir de p' :

— en soustrayant la respiration des organes non photosynthétisants au cours de la période choisie ;

— en ajoutant l'assimilation nette des organes photosynthétisants autres que les feuilles.

On notera qu'au cours de ce paragraphe, la plupart des termes peuvent être déterminés sans difficulté :

— ou bien parce que l'on se fixe des valeurs *a priori* (ν, h) ;

— ou bien parce qu'ils résultent de calculs simples ($p_{\nu h}$, p_h, p').

Par contre, la respiration des organes non photosynthétisants (fruits, racines...) et l'assimilation nette des organes photosynthétisants autres que les feuilles (tiges, épis...) sont des données qui sont parfois essentielles à l'étude de la production de matière sèche du couvert végétal et qu'il faut alors acquérir par des mesures directes.

I. 5. — *Choix de la hauteur du soleil comme moyen d'exprimer l'heure*

Lors de la détermination de l'assimilation nette des feuilles de la couche ν, on a vu qu'il était nécessaire de connaître la surface des feuilles $f_{\nu hj}$ qui à l'instant caractérisé par h, était soumise à l'éclairement $E_{\nu hj}$. Or, on verra ultérieurement (§ II) que la relation entre $f_{\nu hj}$ et $E_{\nu hj}$ dépend essentiellement de l'inclinaison des rayons solaires directs. C'est la raison pour laquelle, il est avantageux de caractériser l'heure du jour, sous une latitude et à une date données, par la hauteur du soleil correspondante afin de ne pas introduire une grandeur et des relations supplémentaires entre l'heure et la hauteur du soleil.

Une classe de temps telle que celle définie dans le paragraphe précédent peut ainsi correspondre au temps nécessaire pour que la hauteur du soleil passe de 30 à 40° par exemple ; l'heure indiquant le centre de la classe est alors celle pour laquelle la hauteur du soleil est égale à 35°. Dans l'exemple cité, on a constitué des classes de 10° d'angle pour les hauteurs depuis 0° jusqu'à la hauteur maximale du soleil, au midi vrai, pour un lieu et pour une date considérés.

On conviendra donc que dans la suite du texte, le temps sera exprimé directement au moyen de la hauteur du soleil.

Il reste toutefois une ambiguïté due à la symétrie de la course apparente du soleil par rapport au plan méridien du lieu. En effet, il est impossible de séparer, par une simple indication de la hauteur du soleil, une heure de la matinée et une heure de la soirée. En conséquence, si les phénomènes mesurés ne sont pas eux aussi identiques entre le matin et le soir (réponse photosynthétique de la feuille différente en raison d'une température variable, par exemple) la période pendant laquelle l'assimilation nette de la culture est étudiée ne devra pas chevaucher le midi vrai. S'il en était ainsi, on séparerait la période en différentes sous-périodes, bornées par le milieu

de la nuit et par le midi vrai, on conduirait les calculs précédents pour chaque sous-période, puis on ferait la somme des résultats obtenus (p_v, p' ou assimilation nette de la culture) en fin d'opération seulement.

II. — SURFACE DES FEUILLES DE LA COUCHE v SOUMISE A UN ÉCLAIREMENT E_{vhj} DANS LE CAS D'UNE CULTURE COUVRANTE

On se propose de déterminer, dans le cas d'une culture couvrant totalement le sol, la surface des feuilles f_{vhj} de la couche v soumise à un éclairement E_{vhj}. On a vu en outre que si la couverture végétale était suffisamment régulière, on pouvait définir une couche v comme la zone comprise entre deux plans horizontaux parallèles plus ou moins distants l'un de l'autre dans la végétation.

L'hypothèse suivante sera donc admise dans la suite du présent texte :

H_2. La culture couvre régulièrement le sol.

Il faut tout d'abord préciser les valeurs de l'éclairement E_{vhj} au sein d'une couche dans le cas d'une culture couvrante ; il s'agit de développer ce qui a été dit dans le paragraphe 12.

2. 1. — *Valeurs de l'éclairement E_{vhj} dans une couche de culture couvrante*

Les feuilles de la couche v, situées à l'instant h, dans une zone d'ombre, soit f_{vho} (le symbole $j = 0$ caractérise les feuilles à l'ombre) sont soumises à des rayonnements d'origine solaire (fig. 2) que l'on peut classer en deux groupes :

— les rayonnements diffus descendants $D_{(v-1)h}$ comprenant les rayons solaires diffusés par le ciel qui franchissent les couches supérieures sans interception

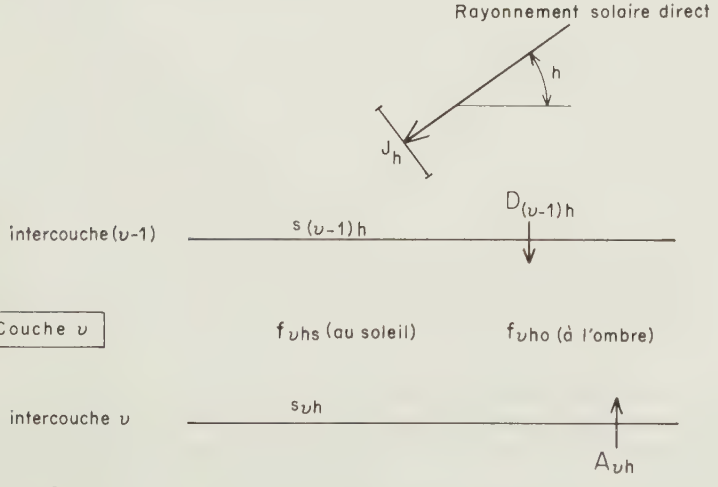


FIG. 2. — *Éclairement des feuilles de la couche v situées à l'ombre f_{vho} et au soleil f_{vhs}*
La signification des symboles est indiquée dans le texte et sur la liste récapitulative des symboles.

et les rayons solaires directs ou diffus du ciel qui sont interceptés, puis diffusés vers le bas par les feuilles placées au-dessus de la couche ν,

- les rayonnements diffus ascendants $A_{\nu h}$ comprenant les rayons solaires directs ou diffus du ciel qui sont réfléchis et diffusés vers le haut par les feuilles placées au-dessous de la couche ν et par le sol.

H_3. On ne tiendra pas compte des rayonnements diffusés dans la couche ν elle-même et qui peuvent contribuer à l'éclairement des feuilles de cette couche.

L'indice ν figurant en indice dans les termes $A_{\nu h}$ et $D_{(\nu-1)\,h)}$ est relatif aux plans horizontaux séparant deux couches ; par convention le numéro du plan est celui de la couche supérieure (fig. 2).

Les feuilles de la couche ν situées à l'instant h, dans une tache de soleil $f_{\nu h s}$ (le symbole $j = s$ caractérise l'ensemble des feuilles au soleil quel que soit l'éclairement auquel elles sont soumises) reçoivent de l'énergie solaire sous les formes suivantes (fig. 2) :

— des rayonnements diffus descendants $D_{(\nu-1)\,h}$ et ascendants $A_{\nu h}$ que l'on supposera identiques à ceux reçus par les feuilles à l'ombre dans la même couche (hypothèse H_5) ;

— des rayons solaires directs qui fournissent un éclairement sur une feuille qui dépend de l'angle entre ces rayons solaires directs et la normale à la feuille (fig. 3). Les feuilles au soleil $f_{\nu h s}$ ne sont pas soumises, ainsi qu'on l'a déjà vu à une seule valeur de l'éclairement.

L'éclairement d'une feuille au soleil dans une couche ν, $E_{\nu h j}$, dépendant de l'angle φ formé par les rayons solaires directs et la normale issue de la face inférieure de chacune des feuilles (fig. 3), il est commode de donner directement à l'indice j (ou s), dans l'expression $f_{\nu h j}$, la valeur de cos φ ; si le cosinus est nul ($j = 0$) la feuille est parallèle au rayonnement solaire direct et est soumise à un éclairement pratiquement égal à celui d'une feuille à l'ombre ; si le cosinus est positif et égal à un ($j = +1$) la feuille

FIG. 3. — *Angle φ entre le rayonnement solaire direct et la normale à la feuille issue de la face inférieure*

La valeur de cos φ = j permet de répartir les feuilles au soleil selon l'éclairement auquel elles sont soumises.

présente sa face supérieure perpendiculairement aux rayonnements solaires directs et est soumise à l'éclairement maximal ; si le cosinus est égal à moins un ($j = -1$) la feuille présente sa face inférieure perpendiculairement aux rayonnements solaires directs et est soumise à l'éclairement maximal.

Pour les feuilles au soleil, on regroupera donc les éclairements en 20 classes de j (de — 1 à + 1 avec une largeur égale à 0,1) ; une classe supplémentaire correspondra aux feuilles à l'ombre et la valeur particulière ($j = 0$) ne sera plus alors égale à une valeur de cos φ.

Dans le cas où la réponse photosynthétique d'une feuille à un éclairement donné et ses propriétés optiques ne varient pas lorsque le rayonnement solaire direct frappe la face supérieure ou lorsqu'il frappe la face inférieure on pourra limiter le nombre de classes de j à 10 (de 0 à + 1). On aboutit ainsi à l'hypothèse H_4 :

H_4. Le nombre des classes d'éclairement des feuilles au soleil peut être divisé par 2 si la réponse photosynthétique des feuilles et leurs propriétés optiques sont indépendantes de la face de la feuille soumise au rayonnement solaire direct.

En conclusion, on admettra que les éclairements que l'on peut rencontrer dans la couche v sont de la forme suivante (fig. 2) pour les feuilles au soleil :

$$D_{(v-1)h} + A_{vh} + J_h \cos \varphi$$

et pour les feuilles à l'ombre :

$$D_{(v-1)h} + A_{vh}$$

où J_h désigne l'éclairement dû au rayonnement solaire direct, à l'instant caractérisé par h ; J_h est mesuré sur le plan perpendiculaire aux rayons solaires directs (fig. 2).

La mesure de J_h (§ 431) et la mesure de $D_{(v-1)h}$ et de A_{vh} (§ 432 et 433) permettent de définir *a priori* les classes d'éclairement E_{vhj} (ce sont donc aussi les valeurs d'éclairement pour lesquelles on déterminera les assimilations nettes N_{vhj} correspondantes).

Il convient enfin d'expliciter deux hypothèses qui ont été nécessaires à la définition des classes d'éclairement ci-dessus :

H_5. les rayonnements diffus sont homogènes dans la couche v ; l'éclairement total qu'ils fournissent sur une feuille de cette couche ne dépend ni de la position de la feuille (ombre ou tache de soleil) ni de son orientation.

H_6. La séparation entre les taches de soleil et les zones d'ombre est suffisamment nette pour que les effets de pénombre (rayons non parallèles dus au diamètre apparent du soleil, diffraction etc.) puissent être négligés.

Cette simplification est difficilement admissible dans le cas d'une forêt où les « trous » du feuillage sont petits devant la distance séparant la frondaison du sol (Evans 1965, Anderson 1965).

Si l'on voulait tenir compte des zones de pénombre (forêts) il faudrait augmenter le nombre des classes d'éclairement E_{vhj} d'une quantité égale au nombre des zones de pénombre auxquelles on peut raisonnablement se limiter. Les limites des taches de soleil (§ III) devraient alors être nettement précisées.

Il faudrait également augmenter le nombre des classes d'éclairements si les rayonnements diffus étaient tels que l'hypothèse H_5 ne soit plus admissible.

2. 2. — *Valeurs des surfaces des feuilles f_{vhj} correspondant aux classes d'éclairements E_{vhj}*

La surface foliaire totale f_v de la couche v est égale à la somme de la surface des feuilles au soleil f_{vhs} plus la surface des feuilles à l'ombre f_{vho} (compte tenu de l'hypothèse H_6 concernant l'absence de pénombre) :

$$f_v = f_{vhs} + f_{vho} \qquad (4)$$

H_7. On supposera que l'indice foliaire f_v de la couche v ne varie pas en fonction de l'heure du jour (affaissement dû au flétrissement par exemple).

Rappelons que f_v comme f_{vhs}, f_{vho} et plus généralement f_{vhj} sont en fait des indices foliaires, c'est-à-dire des surfaces de feuilles rapportées à l'unité de surface de sol.

On indiquera dans les paragraphes 3 et 5 la manière de déterminer f_{vhs} et f_{vho}. Dans ce paragraphe, on supposera ces deux termes connus.

La surface f_{vho} étant donc supposée connue, la première ligne du tableau I peut être remplie. Pour remplir les lignes suivantes relatives aux feuilles ensoleillées, il faut savoir répartir ces dernières en 10 ou 20 classes (selon que H_4 est admissible

TABLEAU I

Relation entre f_{vhj} et E_{vhj} dans le cas d'une culture couvrante

Classes d'éclairement	E_{vhj} (centre des classes)	f_{vhj}
$j = 0$ (feuilles à l'ombre)	$E_{vho} = D_{(v-1)h} + A_{vh}$	f_{vho}
$j = 0{,}05$	$E_{vho,05} = D_{(v-1)h} + A_{vh} + 0{,}05J_h$	$f_{vho,05} = \pi_{vho,05} f_{vhs}$
$j = \cos\varphi$	$E_{vhj} = D_{(v-1)} + A_{vh} + J_h \cos\varphi$	$f_{vhj} = \pi_{vhj} f_{vhs}$
$j = 0{,}95$	$E_{vho,05} = D_{(v-1)h} + A_{vh} + 0{,}95J_h$	$f_{vho,95} = \pi_{vho,95} f_{vhs}$

Les données à acquérir : les profils de D_{vh} et de A_{vh}, la mesure de J_h, les valeurs de f_{vho}, f_{vh} et de l'ensemble des π_{vhj}.
Les hypothèses : H_2, H_3, H_4, H_5, H_6.

ou non) définies par les éclairements correspondants. Afin d'y parvenir, on introduira un nouveau terme π_{vhj}. π_{vhj} désigne la fréquence avec laquelle la normale à une feuille ensoleillée fait avec le rayonnement solaire direct (fig. 3) un angle φ tel que cos φ soit égal à j ; autrement dit :

$$\pi_{vhj} = \frac{f_{vhj}}{f_{vhs}} \tag{5}$$

On indiquera (§ IV et VI) comment obtenir les valeurs numériques de π_{vhj} qui en attendant seront supposée connues. Il est dès lors facile de remplir toutes les lignes du tableau I puisque la relation (5) permet de calculer, à l'instant défini par h et pour la couche v la surface des feuilles ensoleillées f_{vhj}.

La détermination de la surface f_{vhj} soumise à l'éclairement E_{vhj} (tabl. 1) se ramène donc à celle de la fréquence π_{vhj} et des surfaces foliaires f_{vho} et f_{vhs} rapportées à l'unité de surface de sol.

III. — SURFACE DES FEUILLES DE LA COUCHE ν A L'EMPLACEMENT DES TACHES DE SOLEIL ET DES ZONES D'OMBRE

La détermination de $f_{\nu hs}$ et de $f_{\nu ho}$ peut se faire à partir des mesures de la surface des taches de soleil sur deux plans horizontaux au sommet $s_{(\nu-1)h}$ et à la base $s_{\nu h}$ de la couche ν (fig. 2). Ces surfaces sont rapportées à l'unité de surface de sol.

La différence entre $s_{(\nu-1)h}$ et $s_{\nu h}$ est égale à l'ombre portée par les feuilles ensoleillées de la couche ν sur le plan horizontal situé à la base de cette couche.

La surface des feuilles de la couche ν, $f_{\nu hj}$ dont les normales font avec le rayonnement solaire direct un angle φ ($\cos\varphi = j$) projette une ombre sur le plan horizontal dont la surface, rapportée à l'unité de surface de sol, est égale à $f'_{\nu hj}$ telle que :

$$f'_{\nu hj} = \frac{\cos\varphi}{\sin h} f_{\nu hj}$$

de plus, d'après ce qui précède, pour $\cos\varphi = j$

$$f_{\nu hj} = \pi_{\nu hj} f_{\nu hs}$$

On verra ultérieurement qu'il est possible de déterminer $\pi_{\nu hj}$ directement, sans utiliser la relation (5).

Si l'on cumule ainsi les ombres projetées par toutes les feuilles ensoleillées de la couche, il vient :

$$S_{(\nu-1)h} - S_{\nu h} = \frac{f_{\nu hs}}{\sin h} \sum_j | \cos\varphi | \pi_{\nu hj} \qquad (6)$$

d'où l'on tire :

$$f_{\nu hs} = \frac{S_{(\nu-1)h} - S_{\nu h}}{U_{\nu h}} \qquad (7)$$

si l'on a posé :

$$U_{\nu h} = \frac{\sum_j | \cos\varphi | \pi_{\nu hj}}{\sin h} \qquad (8)$$

$U_{\nu h}$ est égal à la projection sur un plan horizontal d'une couche de feuilles ensoleillées, d'indice foliaire $f = 1$, dont les normales font avec le rayonnement solaire direct des angles φ définis par l'ensemble des fréquences $\pi_{\nu hj}$.

La relation (7) fournit ainsi la surface $f_{\nu hs}$ des feuilles ensoleillées si l'on connaît la surface des taches de soleil $s_{\nu h}$ aux différents niveaux (§ 42).

Par ailleurs, si l'on mesure l'indice foliaire f_ν, de la couche ν (§ 41), la relation (4) permet de connaître la surface $f_{\nu ho}$ des feuilles à l'ombre.

Dans le cas d'une culture de maïs (La Minière, 1969) à partir du calcul des valeurs de $\pi_{\nu hj}$ (§ VI), des mesures de surface foliaire (§ 41) et des profils des surfaces des taches de soleil (§ 42) on a obtenu :

$$U_{\nu h} = 0{,}66 \text{ pour } h = 60^\circ$$

et les valeurs de f_ν, $f_{\nu ho}$ et $f_{\nu hs}$ indiquées figure 4.

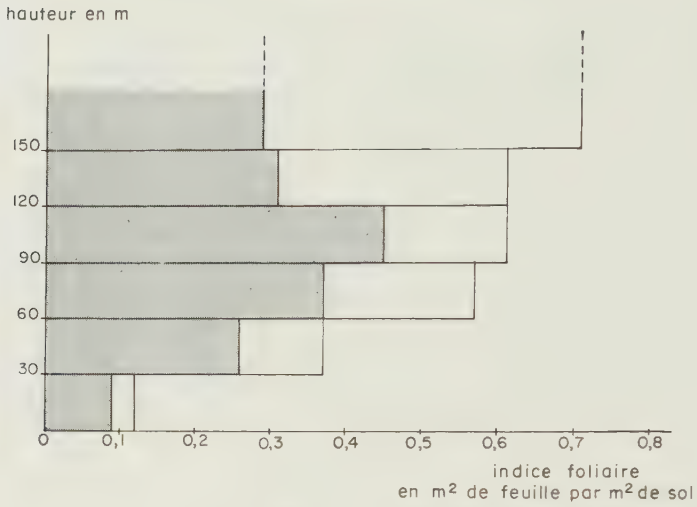


FIG. 4. — *Profils d'indice foliaire dans une culture de maïs*

L'indice foliaire total est de 3,1 (m² de feuille par m² de sol). Les indices foliaires des feuilles ensoleillées (zone claire 1,3 m² de feuille par m² de sol) et celui des feuilles à l'ombre (zone hachurée, 1,8 m² de feuille par m² de sol) sont indiqués par la figure.
Les conditions (variété, date, heure, etc.) sont celles indiquées dans la légende de la figure 1.

IV. — ACQUISITION DES DONNÉES EXPÉRIMENTALES DANS LE CAS D'UNE CULTURE COUVRANTE

Rappelons (tabl. 4) que les hypothèses H_1, H_2, H_3, H_5, H_6, et H_7 doivent être obligatoirement admises alors que l'hypothèse H_4 simplifiera les opérations (mesures, calculs) dans quelques cas.

Le choix des épaisseurs successives des couches ν résulte d'un compromis entre les possibilités de mesure et la finesse de l'étude ; il est de plus variable avec la culture.

4. 1. — *Mesure des fréquences $\pi_{\nu hj}$ et de l'indice foliaire f_ν*

f_ν s'obtient directement à partir des mesures nécessaires à la détermination de $\pi_{\nu hj}$ si l'hypothèse H_8 est admise, ce qui explique le regroupement de ces deux termes.

Afin de faciliter la mesure de $\pi_{\nu hj}$ il est en effet nécessaire d'admettre l'hypothèse suivante :

H_8. Les feuilles de la couche ν ont les mêmes fréquences d'orientation par rapport au rayonnement solaire direct qu'elles appartiennent à l'ensemble des feuilles à l'ombre ou à celui des feuilles au soleil.

Une telle hypothèse permet de ne pas séparer $f_{\nu hs}$ et $f_{\nu ho}$ dans la détermination de $\pi_{\nu hj}$. En pratique on coupera la partie de la culture qui se trouve en-dessus de la couche ν afin que toutes les feuilles soient ensoleillées et on considérera la surface totale des feuilles f_ν.

La détermination de $\pi_{\nu hj}$ se fait à partir de la mesure des cos φ et des surfaces des feuilles $f''_{\nu hj}$ de l'échantillon représentatif de la couche ν dont les normales avec le rayonnement solaire direct font un angle φ tel que $|\cos\varphi| = j$ (H_4 est vérifiée). $f''_{\nu hj}$ au lieu de $f_{\nu hj}$ car on considère ici toutes les feuilles de la couche ν, y compris celles qui étaient à l'ombre avant que l'on ait dégagé les couches situées au-dessus de la couche ν.

Si l'on a prélevé la totalité des feuilles de la couche ν et si l'on se rapporte à l'unité de surface de sol, il vient :

$$f_\nu = \sum_j f''_{\nu hj} \tag{9}$$

et

$$\pi_{\nu hj} = \frac{f''_{\nu hj}}{f_\nu} \tag{10}$$

On rapprochera l'expression (10) de l'expression (5) ; cette dernière est bien égale à (10) si l'hypothèse H_8 est admise.

Dans le cas du maïs (La Minière 1969) on a utilisé une autre méthode, décrite § VI, pour déterminer $\pi_{\nu hj}$. Les indices foliaires f_ν mesurés sont indiqués figure 4.

4. 11. *Mesure des* $|\cos\varphi|$

En présence de rayonnement solaire direct, si l'on place parallèlement à une feuille ou à un élément de feuille, un disque portant en son centre une aiguille, plantée perpendiculairement au plan du disque, on voit nettement l'ombre de l'aiguille se projeter sur ce plan (fig. 5) d'après Shiman (1967). La longueur de l'ombre projetée

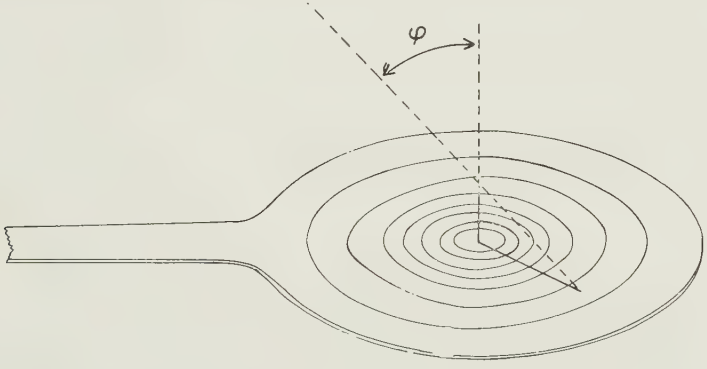


Fig. 5. — *Mesure de cos* φ

L'extrémité de l'ombre portée par l'aiguille indique la classe de cos φ si l'on place le disque parallèlement à la feuille (d'après Shiman, 1967)

dépend de la hauteur de l'aiguille et de l'angle qu'elle fait avec le rayonnement solaire direct. Cet angle est bien égal à φ si l'on a placé ce disque parallèlement à la feuille. Pour une hauteur d'aiguille donnée, il est possible de tracer directement sur le plan du disque des circonférences correspondant à des valeurs de $|\cos\varphi|$ égales à :

$$0{,}0 — 0{,}1 — 0{,}2 \cdots 0{,}9 — 1{,}0$$

et d'attribuer à chaque mesure comprise entre deux circonférences de la série ci-dessus une valeur de $|\cos\varphi|$ correspondant au centre de la classe, soit l'une ou l'autre des valeurs suivantes :

$$0{,}05 — 0{,}15 — 0{,}25 \cdots 0{,}85 — 0{,}95$$

Les mesures des $|\cos\varphi|$ ne présentent donc pas de difficulté, elles exigent toutefois la présence du rayonnement solaire direct (l'emploi d'un projecteur, la nuit, est également possible) et demandent à être menées suffisamment rapidement pour que la hauteur du soleil ne varie pas trop au cours d'une même série de mesures.

Une autre méthode, utilisant cette fois l'ombre projetée par une sphère, a été utilisée par DE WIT (1965) ; elle est moins commode d'emploi que celle décrite ci-dessus.

4. 12. *Mesure des surfaces foliaires f''_{vhj} dont les normales font un angle φ avec le rayonnement solaire direct*

1° Rassembler, après la mesure du $|\cos\varphi|$ les feuilles (ou les éléments de feuille si celles-ci ne peuvent pas être considérées comme planes) qui ont le même $|\cos\varphi|$ (casiers numérotés de 0,05 à 0,95 pour chaque couche, par exemple). Ces feuilles doivent donc être coupées au fur et à mesure et l'on commencera par la couche supérieure afin de laisser le rayonnement solaire direct pénétrer dans la végétation (l'hypothèse H_8 est admise).

On notera que la mesure de $|\cos\varphi|$ (§ 411) permet d'indiquer le casier dans lequel on doit placer la feuille.

2° Mesurer les surfaces des feuilles se trouvant dans chacun des paquets ainsi obtenus. Les techniques utilisées font l'objet du paragraphe 413. Elles permettent de déterminer les surfaces f''_{vhj} d'où l'on tire les valeurs de π_{vhj}

Remarque

Si H_1 n'est pas admissible, on tiendra compte de la différence entre les deux faces en remplaçant $|\cos\varphi|$ par $\cos\varphi$. La mesure sera ensuite identique à celle qui précède à condition de doubler le nombre des casiers (de $-0{,}95$ à $-0{,}95$ pour chaque couche) et de vérifier lors de chaque mesure la nature de la face éclairée par le rayonnement solaire direct (les casiers dont les numéros sont négatifs correspondent aux faces inférieures, ceux dont les numéros sont positifs aux faces supérieures).

4. 13. *Techniques de mesure d'une surface foliaire*

Lorsque l'on doit mesurer la surface S d'un certain nombre de feuilles (ou de fragments de feuille) il est commode de ne mesurer la surface que d'une partie d'entre elles, soit S′, de la passer ensuite à l'étuve, puis de peser la quantité de matière sèche ainsi obtenue soit P′. La partie restante doit être également passée à l'étuve, puis pesée, soit P″. Il vient :

$$S = S' \frac{P' + P''}{P'}$$

Une étude de l'échantillonnage (importance de S′ par rapport à S) doit être faite au préalable.

La mesure de S′ peut se faire par (DE PARCEVAUX, ČATSKÝ, 1970) :

— planimétrage ;

— mesure d'une ou de deux longueurs, puis utilisation d'un abaque traduisant la corrélation existante entre cette ou ces longueurs et la surface de la feuille ;

— emploi d'un planimètre optique ;

— emploi d'un planimètre à flux d'air.

4. 2. — *Mesure de la surface des taches de soleil* s_{vh}

La surface des taches de soleil rapportée à l'unité de surface de sol peut être mesurée par trois méthodes (BONHOMME 1970 *a*) :

— constitution d'une grille et détermination du pourcentage de nœuds ensoleillés ;

— emploi des photographies hémisphériques ;

— mesures comparatives d'éclairement avec et sans taches de soleil (ombrage).

4. 21. *Technique de la grille.*

Si l'on place, à un niveau donné dans la végétation, une grille matérialisée par des barres métalliques (fig. 6 d'après HORIE, 1966) ou des ficelles et que l'on ne considère que les nœuds de ce réseau (taches de couleur sur la barre ou la ficelle) il est aisé de compter les nœuds ensoleillés, soit n'_{vh} et d'admettre, après une étude préalable du nombre total n' de nœuds à mettre en place, que :

$$s_{vh} = \frac{n'_{vh}}{n'}$$

Une amélioration de ce système peut être obtenue pour les cultures basses notamment (BONHOMME, 1970 *a*) grâce à l'emploi de fibres optiques (fig. 7). L'extrémité d'une fibre optique matérialise l'existence d'un nœud ; son ouverture est dirigée vers le haut. Un certain nombre de fibres optiques sont ainsi fixées sur une barre. L'extrémité opposée des fibres optiques peut être fixée sur un petit tableau lui-même placé à l'extrémité de la barre. Chaque fois que le rayonnement solaire direct frappe un nœud du réseau, la luminosité d'un point du tableau augmente nettement. Il suffit donc à un instant donné de compter les extrémités brillantes sur le tableau.

4. 22. *Emploi des photographies hémisphériques.*

Une photographie hémisphérique (appareil photographique muni d'un objectif « fish eye ») prise à un niveau donné, l'appareil visant le zénith, fournit l'image du feuillage qui surplombe un point considéré. Si l'on utilisait cette méthode d'une manière analogue à la précédente, il faudrait donc prendre un grand nombre de clichés en des points différents, ce qui représenterait un travail beaucoup plus important que celui requis par la méthode de la grille. Par contre, si l'on admet l'hypothèse suivante, la méthode est alors facile à mettre en œuvre dans le cas des cultures ayant une hauteur suffisante (BONHOMME, 1970 *a*) :

H_9. Pour un point donné dans la végétation, la probabilité de voir le ciel à travers le feuillage qui le surplombe est la même, pour une hauteur donnée, dans toutes les directions (Nord, Sud, Est, Ouest).

Un cliché ainsi obtenu (fig. 8) se présente sous la forme d'une image circulaire. Les objets situés à une même hauteur, au-dessus du point considéré et dans n'importe quel azimuth, apparaissent sur la photographie le long de cercles concentriques (fig. 9). Il est donc possible de tracer sur le cliché les cercles correspondants, par exemple à la série des hauteurs suivantes 0, 10, 20, 30,... 90 degrés d'angle. On peut alors vérifier que la probabilité de voir le ciel est la même dans toutes les directions

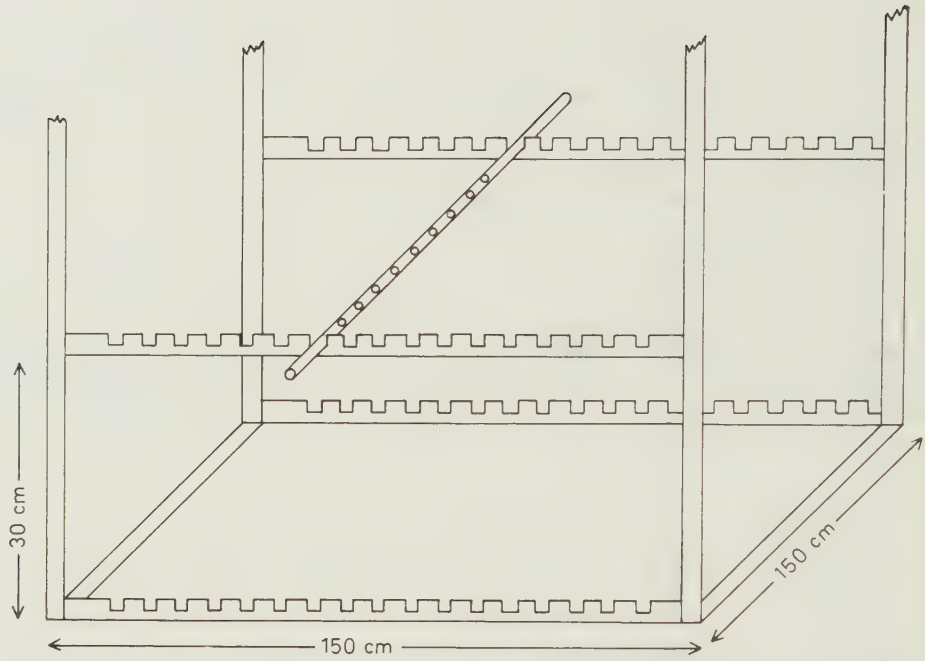


FIG. 6. — *Mesure de la surface des taches de soleil*
(d'après HORIE, 1966)

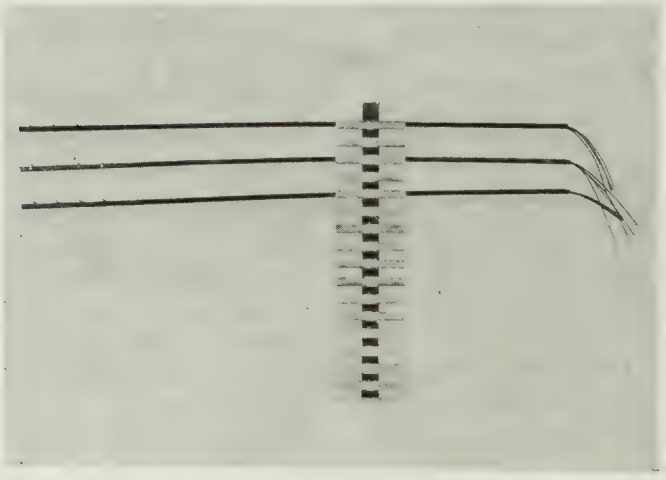


FIG. 7. — *Mesure de la surface des taches de soleil à l'aide de fibres optiques*
(d'après BONHOMME, 1970)

FIG. 8. — *Photographie hémisphérique dans une culture de canne à sucre* (d'après BONHOMME, 1970)

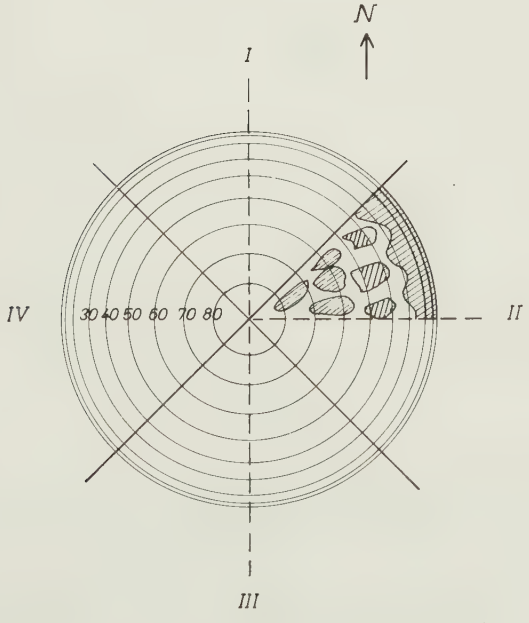


FIG. 9. — *L'ensemble des points vu sous une même hauteur forme des cercles concentriques sur une photographie hémisphérique*

pour une hauteur donnée (hypothèse H_9) ; il suffit pour cela de mesurer, pour chaque quadrant (fig. 9) et pour un cercle de hauteur h, la portion d'arc de cercle se détachant sur le ciel ou celle, complémentaire, se détachant sur des feuilles et de comparer les valeurs obtenues pour chaque quadrant. La mesure doit être répétée sur un certain nombre de clichés pris au niveau considéré mais en des points différents pour tenir compte d'une inévitable hétérogénéité horizontale dans la culture.

L'hypothèse étant ainsi vérifiée, il est évident (fig. 10) que la surface des taches de soleil est égale au rapport de la longueur des arcs de cercle, de hauteur h, se détachant sur le ciel, sur la circonférence de ce cercle. Un certain nombre de clichés doivent être étudiés pour un même niveau. Cette opération est, de plus, à répéter pour chaque niveau considéré.

La précision du dépouillement est accrue si l'on considère les surfaces (fig. 9) comprises entre les cercles au lieu des longueurs des arcs de cercle de la série correspondante.

Notons qu'un cliché de bonne qualité ne s'obtient qu'en l'absence de rayonnement solaire direct ; la mesure peut donc être faite par temps couvert. Enfin, l'existence de ces clichés fournit des données particulièrement objectives et complètes sur la culture considérée.

A l'aide de cette méthode appliquée au maïs (La Minière 1969) on a déterminé le profil des surfaces des taches de soleil indiqué figure 11 (Bonhomme, 1970 *b*). Depuis

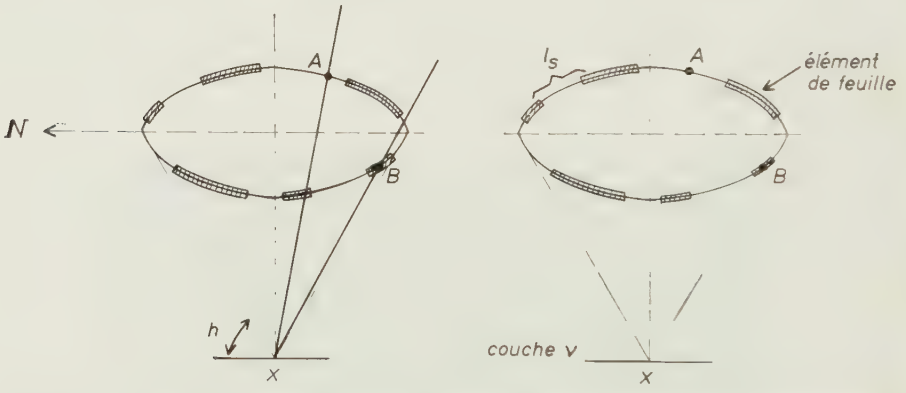


Fig. 10. — *Mesure de la surface des taches de soleil à l'aide de photographies hémisphériques*

Partie gauche : le schéma montre les deux rayons vecteurs du rayonnement solaire direct (XA et XB), incidents en X le matin et le soir. Si l'on appliquait une méthode analogue à celle des grilles, on ferait autant de photographies qu'il y a de nœuds, il viendrait :

$$s = \frac{n\mathrm{A} + n\mathrm{B}}{2n\mathrm{X}}$$

où nA est le nombre de photographies pour lesquelles A se détache sur le ciel, nB le nombre de photographies pour lesquelles B se détache sur le ciel, nX le nombre total de points X ou de clichés.

Partie droite : Si l'hypothèse H_9 est admise, le schéma de droite montre que l'on peut utiliser toute la longueur du cercle et non plus seulement les points A et B. Il vient alors :

$$s = \frac{l_s}{2\pi \mathrm{R}}$$

où l_s est la longueur de l'arc de cercle se détachant sur le ciel, R le rayon du cercle.

Le nombre de clichés nécessaire est alors réduit.

(Bonhomme, 1970 *c*) on a montré que ces mesures permettaient également de calculer f_v (§ VII).

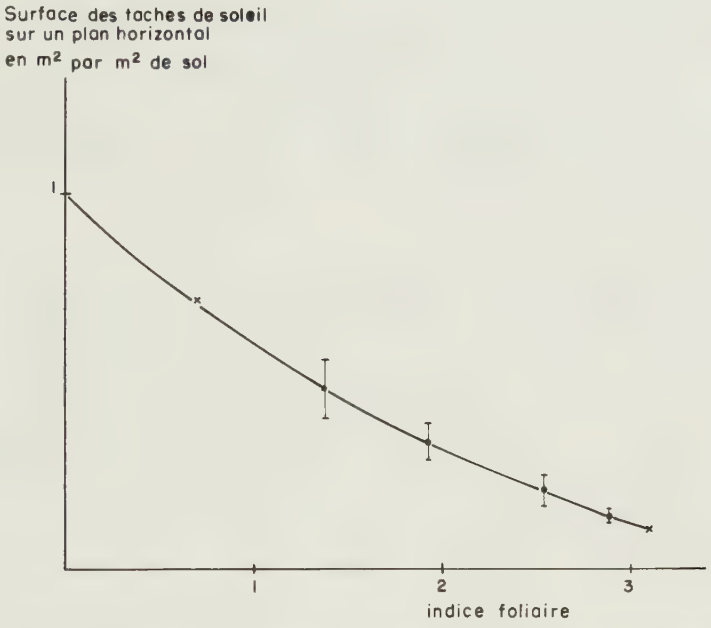


Fig. 11. — *Variation de la surface des taches de soleil en fonction du niveau caractérisé par l'indice foliaire cumulé depuis le sommet de la culture de maïs*

La figure 4 permet de passer de l'indice foliaire cumulé à la hauteur. Les mesures sont faites dans les conditions indiquées figure 1, pour une hauteur de soleil de 55°, par la méthode des photographies hémisphériques.

Les traits verticaux associés à chaque point expérimental indiquent l'intervalle de confiance à 95 p. 100 (d'après Bonhomme, 1970).

4. 23. *Mesures comparatives d'éclairement avec et sans taches de soleil.*

Si la surface d'un ou de plusieurs récepteurs de mesure, située à un certain niveau dans la végétation est suffisamment grande pour être représentative de l'intercouche v considérée, il est possible de calculer s_{vh} à partir de mesures faites en présence des taches de soleil et à l'ombre du rayonnement solaire direct (les récepteurs sont placés horizontalement et leur face sensible est dirigée vers le haut) : il vient alors :

$$I_{vh} = D_{vh} + J_h \sin h \, s_{vh}$$

d'où

$$s_{vh} = \frac{I_{vh} - D_{vh}}{J_h \sin h}$$

I_{vh} éclairement moyen de la face supérieure de l'intercouche horizontale v en présence de taches de soleil, lorsque le soleil est à la hauteur h ;

D_{vh} éclairement moyen de la face supérieure de l'intercouche v en l'absence de taches de soleil (ombrage) ou rayonnement diffus descendant à ce niveau.

L'ombrage est obtenu à l'aide de cache soleil soigneusement disposés.

La mesure même des éclairements est abordée dans le paragraphe suivant.

4. 3. — *Mesure des rayonnements d'origine solaire*

Les rayonnements d'origine solaire que l'on considère sont :

le rayonnement solaire direct J_h
les rayonnements diffus descendants $D_{(\nu-1)h}$
les rayonnements diffus ascendants $A_{\nu h}$

On se contentera, à ces sujets, d'attirer l'attention sur quelques points particuliers et de renvoyer à d'autres travaux.

4. 31. *Mesure du rayonnement solaire direct J_h et diffus D_h.*

La valeur du rayonnement solaire direct J_h, éclairement d'un plan perpendiculaire aux rayons solaires directs, varie avec la hauteur du soleil h (Perrin de Brichambaut, 1963).

La mesure de J_h se fait habituellement à l'aide d'un pyrhéliomètre. A défaut, il est possible de déterminer I_h avec deux pyranomètres (Kipp et Zonen par exemple) dont l'un mesure le rayonnement global G_h (éclairement d'un plan horizontal dû aux rayonnements solaires directs et diffus) et l'autre le rayonnement solaire diffus seul, soit D_h. Dans ce dernier cas, une bande métallique (anneau équatorial) est disposée d'une façon telle que le pyranomètre soit toujours dans l'ombre de la bande si le soleil brille. On sait de plus que :

$$G_h = I_h \sin h + D_h$$

La différence entre les deux appareils fournit une valeur de l'expression $I_h \sin h$ et donc de I_h si l'on détermine la hauteur du soleil h au moment de la mesure. La précision, évidemment moins bonne qu'avec un pyrhéliomètre, est toutefois suffisante dans ce type d'étude.

A la Minière, le 6-8-69 à 12 heures TSV (jour et heure pour lesquels l'ensemble des résultats a été dépouillé à titre d'exemple) le rayonnement solaire direct mesuré de la manière indiquée ci-dessus était égal à 740 W m^{-2} ($h = 58^0$) pour un rayonnement global égal à 790 W m^{-2}.

Par ailleurs, seule la partie visible (400 à 700 nm) est active dans la photosynthèse et comme, de plus (Chartier, 1966 *a*) la réduction du rayonnement solaire dans le visible et dans le proche infrarouge est très différente au sein de la végétation, il est souhaitable de ne considérer que les rayonnements visibles en interposant par exemple un filtre arrêtant les longueurs d'ondes supérieures à 700 nm au-dessus des pyranomètres.

4. 32. *Mesure des rayonnements diffus descendants $D_{\nu h}$.*

La valeur correspondant à $\nu = 0$ est fournie par le pyranomètre muni d'un anneau équatorial (§ précédent).

Les autres valeurs s'obtiennent en plaçant des pyranomètres à différents niveaux dans la végétation et en les abritant du rayonnement solaire direct. Les appareils doivent être horizontaux et avoir leur face sensible orientée vers le haut. On veillera à utiliser un écran aussi petit que possible afin de ne pas intercepter une part importante de diffus. L'appareil placé au niveau du sol mesure la valeur D_{nh} de l'énergie diffuse transmise au sol par la végétation toute entière.

Afin d'obtenir une valeur moyenne sur une surface plus étendue que celle correspondant à la surface réceptrice des pyranomètres normalement utilisés en météorologie, il est commode de prendre des pyranomètres linéaires. Ces appareils peuvent être fabriqués au laboratoire (SZEICZ, MONTEITH, DOS SANTOS, 1964 et COMBRES *et al.*, 1970) : le coût de l'opération est alors considérablement abaissé.

Le tableau 2 fournit les valeurs des rayonnements diffus descendants et ascendants (§ 433) pour la culture de maïs étudiée (La Minière 1969) d'après COMBRES, (1970). Lors de cette première étude on n'a pas séparé la visible du proche infra rouge ; les indications du tableau 2 se rapportent donc à la gamme 300-3000 nm.

TABLEAU 2

Valeurs des rayonnements diffus ascendants $A_{\nu h}$ et descendants $D_{(\nu-1)h}$ dans une culture de maïs, après la floraison mâle, par ciel clair, à La Minière (78) le 6-8-69 à 12 h TSV (d'après COMBRES *et al.*, 1970)

Niveau		$D_{(\nu-1)h}$	$A_{\nu h}$
N° d'ordre ν	Hauteur en m	en Wm^{-2}	en Wm^{-2}
0	2,10	160	
1	1,80		
2	1,50	142	142
3	1,20	128	128
4	0,90	78	79
5	0,60	30	47
6	0,30	25	40
7	0,00		40

4. 33. *Mesure des rayonnements diffus ascendants $A_{\nu h}$.*

La mesure se fait à l'aide d'appareils identiques à ceux utilisés dans le cas précédent, la surface réceptrice étant dirigée vers le bas.

Le pyranomètre placé au sommet de la végétation donne la valeur A_h de l'énergie d'origine solaire réfléchie par la végétation, celui placé à la base de cette végétation, la valeur A_{nh} du rayonnement réfléchi par le sol.

4. 34. *Calcul de l'albédo et de l'énergie d'origine solaire absorbée par la culture.*

Indépendamment de l'introduction des données précédentes dans le modèle d'assimilation nette de culture couvrante que l'on a défini, il est intéressant de remarquer que l'on a, du même coup, les valeurs permettant de calculer l'albédo (pourcentage du rayonnement solaire réfléchi vers le ciel par la culture) et l'énergie d'origine solaire absorbée par la végétation :

$$\text{Albédo} = \frac{A_h}{G_h}$$

énergie solaire absorbée $= G_h - A_h - D_{nh} - J_h \sin h\, s_{nh} + A_{nh}$
où s_{nh} désigne la surface des taches de soleil au niveau du sol.

V. — ÉTUDE THÉORIQUE COMPLÉMENTAIRE ET SIMPLIFICATION DES DONNÉES A ACQUÉRIR

Il est donc possible de calculer l'assimilation nette d'une culture couvrante et d'analyser le rôle des facteurs introduits en suivant le schéma ci-dessus.

A ce stade, la recherche d'une réduction du nombre ou d'une simplification de ces données entraîne une augmentation du nombre des hypothèses ; si ces dernières sont admissibles le travail expérimental s'en trouve simplifié. Par ailleurs, il est nécessaire de mieux comprendre la signification et les causes de variation de tel ou tel facteur ($\pi_{\nu hj}$, $s_{\nu h}$, $D_{\nu h}$, $A_{\nu h}$, par exemple).

On est donc conduit, pour l'ensemble de ces raisons, aux études suivantes menées en collaboration avec J. Arnoux (Station de Biométrie, C. N. R. A. Versailles) et de R. Bonhomme (Station centrale de Bioclimatologie, C. N. R. A. Versailles).

Ces études consisteront notamment à remplacer les mesures de $\pi_{\nu hj}$ (à répéter pour chaque classe de hauteur de soleil) par des mesures de fréquence d'inclinaison des feuilles $q_{\nu i}$, ces dernières pouvant être faites une seule fois pour une période de quelques jours (§ VI) ; les hypothèses H_{10} et H_{11} doivent alors être ajoutées (tabl. 4).

VI. — DÉTERMINATION DE LA FRÉQUENCE $\pi_{\nu hj}$ A PARTIR DE MESURES D'INCLINAISON DES FEUILLES

L'objectif que l'on se fixe est de déterminer à partir de la mesure des fréquence d'inclinaison des feuilles de la couche ν, la fréquence $\pi_{\nu hj}$ pour laquelle la normals à une feuille fait, avec le rayonnement solaire direct, un angle φ tel que $|\cos\varphi|$ soit égal à j ; le temps est caractérisé par la hauteur du soleil h.

L'intérêt d'une telle démarche est de remplacer un grand nombre de mesures de $\pi_{\nu hj}$ par un plus petit nombre de mesures de fréquence d'inclinaison $q_{\nu i}$.

6. 1 — *Expression de cos φ à partir de l'inclinaison de la feuille et de la hauteur du soleil*

Soit un système d'axes triangulaires Ox, Oy, Oz, l'axe Oz étant dirigé vers le sol (fig. 12). L'orientation d'un élément de surface de feuille df est caractérisée par le vecteur unitaire $\vec{n}$, porté par sa normale et dirigé vers le sol, de cosinus directeurs :

$$\vec{n} \begin{cases} \sin i \cos\theta \\ \sin i \sin\theta \\ \cos i \end{cases}$$

i étant l'inclinaison de la feuille par rapport au plan horizontal,
θ l'azimut de la normale à la feuille compté à partir de l'axe Ox.

On admettra l'hypothèse suivante :

H_{10}. L'azimut des feuilles (θ par rapport à Ox) a la même probabilité de prendre n'importe quelle valeur de 0 à 2π ; autrement dit, il n'y a pas d'azimut privilégié.

H_{10} ne permet donc pas de traiter le cas des cultures dont les feuilles s'orientent en fonction du rayonnement solaire direct ou bien en fonction du vent.

On notera en outre que H_{10} et H_9 sont en partie liées.

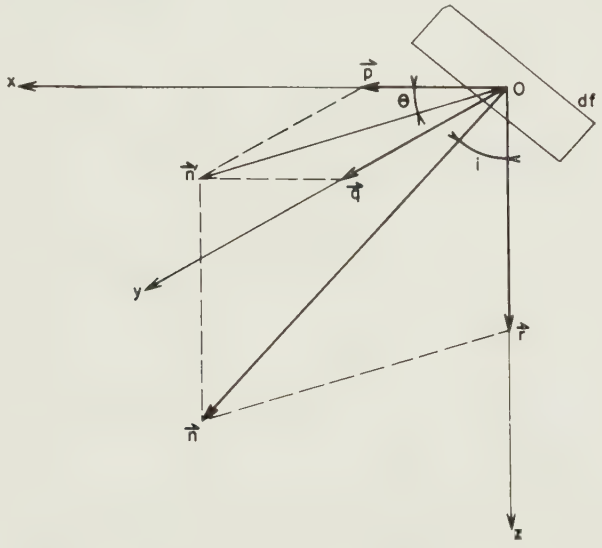


FIG. 12. — *Élément de surface de feuille df et sa normale n dans un système cartésien de coordonnées dont l'axe vertical est dirigé vers le bas*

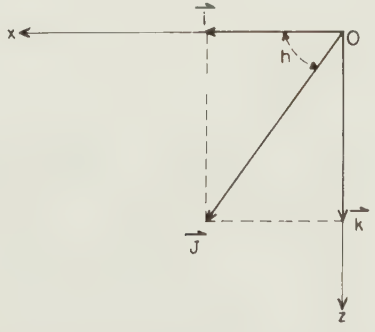


FIG. 13. — *Rayonnement solaire direct J*
Le système d'axes est le même que celui de la figure 12

Si l'hypothèse H_{10} est vérifiée, les feuilles, comme on vient de le voir, ne présentent pas d'azimut privilégié et il est avantageux de définir le plan (Ox, Oz) comme étant celui des rayons solaires directs incidents en O sur df (fig. 13). La direction du

rayonnement solaire direct est alors caractérisée par le vecteur unitaire $\vec{J}$ de cosinus directeurs :

$$\vec{J} \begin{cases} \cos h \\ 0 \\ \sin h \end{cases}$$

h étant la hauteur du soleil au-dessus de l'horizon.

Il vient directement :

$$\vec{n}\,\vec{J} = \cos\varphi = \cos h \sin i \cos\theta + \cos i \sin h. \qquad (11)$$

où φ est l'angle entre la normale à la feuille $\vec{n}$ et le rayonnement solaire direct $\vec{J}$.

6. 2. — *Construction du tableau des azimuts*

Il découle de (11) que l'azimut θ dépend de la valeur de cos φ (cos $\varphi = j$), de l'inclinaison i et de la hauteur du soleil h, soit θ_{ijh}.

$$\theta_{ijh} = \text{arc cos}\left(\frac{\cos\varphi - \cos i \sin h}{\sin i \cos h}\right) \qquad (12)$$

Si l'on divise :
cos φ en 20 classes dont les bornes sont

$$+1,\ +0,9 \cdots +0,1,\ 0,\ -0,1 \cdots -0,9,\ -1$$

l'angle i en 9 classes dont les bornes sont

$$0,\ 10,\ 20 \cdots 90 \text{ degrés}$$

l'angle h en 9 classes dont les bornes sont également

$$0,\ 10,\ 20 \cdots 90 \text{ degrés}$$

on calculera l'angle θ_{ijh} pour la valeur moyenne des classes de h :

$$5,\ 15,\ 25 \cdots 85 \text{ degrés}$$

la valeur moyenne des classes de i :

$$5,\ 15,\ 25 \cdots 85 \text{ degrés}$$

et les bornes de cos φ indiquées ci-dessus. Ces résultats ne supposent pas l'introduction des données expérimentales particulières ; ils sont donc identiques pour toutes les études.

La relation (12) n'a pas de sens si l'expression du cosinus est supérieure à plus un ou inférieur à moins un.

Pour des raisons de continuité avec le domaine où le cosinus est compris entre plus un et moins un, on posera :

$$\theta = 0 \text{ si } \frac{\cos\varphi - \cos i \sin h}{\sin i \cos h} \geqslant +1$$

$$\theta = \pi \text{ si } \frac{\cos\varphi - \cos i \sin h}{\sin i \cos h} \leqslant -1$$

6. 3. — *Introduction des valeurs d'inclinaison des feuilles*

Il est extrêmement peu fréquent d'avoir une culture dont toutes les feuilles fassent avec le plan horizontal un même angle i. Par contre, à un niveau ν, on peut définir une fréquence $q_{\nu i}$ attachée à chaque i. Les résultats obtenus sur maïs (La Minière, 1969) sont indiqués figure 14 (DE WIT, 1965 ; ARCHER, VERBRUGGHE, 1970).

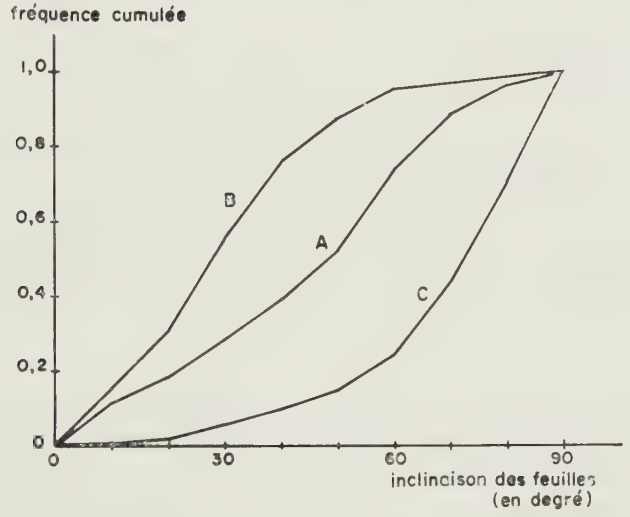


FIG. 14. — *Fréquences d'inclinaison des feuilles d'une culture de maïs comparées avec celles d'une culture de trèfle* (type planophile) *et d'une culture de ray-grass* (type érectophile)

La culture de maïs (courbe A) a les caractéristiques indiquées dans la légende de la figure 1 (ARCHER, VERBRUGGHE, 1970).

La culture de trèfle (courbe B, type planophile) est au stade de la floraison et celle de ray-grass (courbe C, type érectophile) est âgée de 30 jours en partant du semis (DE WIT, 1965).

Un port de plante se traduit alors par une forme de courbe et il est ainsi possible de définir des types de culture à partir de ce critère (planophile, érectophile, etc, DE WIT, 1965). On notera que ces résultats expérimentaux de DE WIT (1965) relatifs à l'ensemble de la culture et non pas à une couche ν déterminée, ne permettent pas de traduire d'une manière satisfaisante le cas fréquent des cultures dont le port varie systématiquement avec le niveau (port érigé au sommet, horizontal à la base) ; ce n'est pas le cas du maïs cité en exemple dans ce texte.

6. 4. — *Calcul de* $\pi_{\nu hj}$

Dans le cas où l'hypothèse H_{10} est vérifiée et où toutes les feuilles de la culture ont la même inclinaison i, la fréquence $\pi_{\nu hj}$ pour laquelle la valeur de $\cos\varphi$ est comprise entre j et $(j+1)$ est égale à :

$$\pi_{\nu hj} = \frac{\theta_{i\,(j+1)h} - \theta_{ijh}}{180}$$

On s'est limité à la zone comprise entre 0 et 180° en raison de la symétrie par rapport à Ox (§ 61).

Dans le cas général où l'inclinaison des feuilles de la culture n'est plus constante et où, à chaque inclinaison est associée une fréquence q_{vi}, la fréquence Π'_{vhj} pour laquelle une feuille fait à la fois un angle i avec le plan horizontal et un angle φ avec le rayonnement solaire direct tel que cos φ soit compris entre j et $(j + i)$, est égale à :

$$\pi'_{vhj} = q_{vi} \left(\frac{\theta_{i(j+1)h} - \theta_{ijh}}{180} \right) \tag{13}$$

H_{11}. Cette expression de π'_{vhj} n'est admissible que si les deux événements auxquels sont attachés les fréquences q_{vi} et $\left(\frac{\theta_{i\ (j+1)h} - \theta_{ijh}}{180} \right)$ sont indépendants ; cela revient à dire que la probabilité pour qu'une feuille fasse un angle i avec le plan horizontal ne doit pas dépendre de son azimut.

Il est évident que les normales de certaines feuilles, d'inclinaisons différentes, peuvent faire un même angle φ avec le rayonnement solaire direct, il faut donc sommer les fréquences π'_{vhj} relatives à une même valeur de cos φ et aux différentes valeurs d'inclinaison i, soit :

$$\pi_{vhj} = \sum_i q_{vi} \left(\frac{\theta_{i\ (j+1)h} - \theta_{ijh}}{180} \right) \tag{14}$$

Enfin on regroupera, éventuellement, les deux fréquences π_{vhj} attachées aux mêmes valeurs absolues de cos φ (une valeur positive et une valeur négative) pour obtenir la fréquence recherchée dans le cas où l'hypothèse H_4 est admissible ; π_{vhj} est alors la fréquence pour laquelle la normale à une feuille de la couche v fait avec le rayonnement solaire direct un angle φ tel que $|\cos \varphi|$ soit égal à j $(0 \leqslant j \leqslant +1)$ lorsque le soleil est à une hauteur h.

Pour diminuer le nombre d'opérations à effectuer il est commode de décomposer ainsi les opérations menant à l'expression (14).

a) Multiplier tous les termes θ_{ijh} correspondant à une même inclinaison i par la probabilité correspondante q_{vi}.

b) Sommer les produits $(\theta_{ijh} q_{vi})$ relatifs à une même hauteur de soleil h et à une même valeur de (cos φ), soit H_{jh} ; chaque terme H_{jh} est attaché, compte tenu de ce qui a été indiqué paragraphe 52, à une borne de cos φ soit :

$$-1, -0{,}9 \cdots -0{,}5, 0, +0{,}5 \cdots +0{,}9, +1$$

et au centre des intervalles de la hauteur du soleil h, soit :

$$5, 15 \cdots 85 \text{ degrés d'angle}$$

Il vient :

$$H_{jh} = \sum_i q_{vi}\, \theta_{ijh}$$

c) Soustraire, dans chaque colonne, le terme d'ordre j du terme d'ordre $(j + 1)$ et diviser par 180 pour obtenir π_{vhj}

$$\pi_{vhj} = \frac{1}{180} \left[\sum_i q_{vi}\, \theta_{i'\ (j+1)h} - \sum_i q_{vi}\, \theta_{ijh} \right]$$

Les termes π_{vhj} sont maintenant attachés aux centres des intervalles de cos φ et aux centres de ceux définis pour la hauteur du soleil h.

d) Regrouper éventuellement les deux termes π_{vhj} correspondant à une même valeur absolue de cos φ si l'hypothèse H_4 est admissible.

L'hypothèse H_{10} étant vérifiée pour certaines cultures (tabl. 3), le calcul de π_{vhj} tel qu'il vient d'être indiqué a l'avantage de reposer sur la seule mesure des fréquences d'inclinaison des feuilles, or celle-ci ne doit pas être répétée pour chaque hauteur de soleil, contrairement à la mesure de π_{vhj} ; elle peut de plus être réalisée lorsque le ciel est couvert.

TABLEAU 3

Pourcentage des feuilles dont l'azimut est situé dans chacun des quadrants centrés sur les quatre points cardinaux

	Sud	Ouest	Nord	Est
Maïs (Nichiporovic, 1961)	23	27	24	26
Maïs (Archer, Verbrugghe, 1970)	25	22,5	25,5	27

Dans le cas du maïs (La Minière 1969), le 6-8 à 13 heures (classe de h centrée sur 55°), on a obtenu, à partir des données de la figure 14, les valeurs de π_{vhj} indiquées figure 15. π_{hj} au lieu de π_{vhj} puisque, pour le maïs, il n'est pas nécessaire de séparer les différentes couches).

6. 5. — *Mesure des inclinaisons des feuilles i et des fréquences d'inclinaison* q_{vi}

La méthode consiste à déterminer la surface des feuilles de la couche v ou des éléments de feuille si ces dernières ne sont pas planes, dont l'inclinaison par rapport au plan horizontal : t égale à i soit f_{vi}. La surface foliaire f_v est la somme de tous les f_{vi} ainsi obtenus :

$$f_v = \sum_i f_{vi}$$

La fréquence d'inclinaison q_{vi} est égale à :

$$q_{vi} = \frac{f_{vi}}{f_v} \qquad (15)$$

La détermination de q_{vi} suppose donc la mesure des inclinaisons i et des surfaces des feuilles f_{vi}.

Les résultats concernant le maïs (La Minière, 1969) ont été évoqués précédemment (fig. 4 et 14).

6. 51. *Mesure des inclinaisons i.*

La mesure de l'inclinaison se fait à l'aide d'un fil à plomb placé au centre d'un rapporteur. La graduation du rapporteur est telle qu'elle donne directement la classe d'inclinaison i.

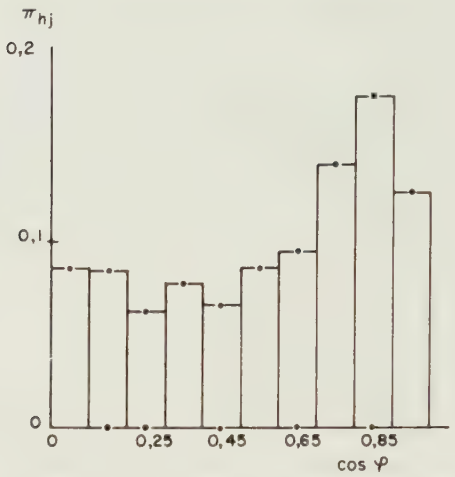


FIG. 15. — *Fréquences π_{hj} du cosinus des angles φ que font les normales issues des faces inférieures des feuilles de la culture avec le rayonnement solaire direct*

Les fréquences sont relatives à la culture de maïs ayant les fréquences d'inclinaison indiquées figure 14 et pour une hauteur de soleil égale à 55°.
La méthode de détermination utilisée est celle décrite § VI.

6. 52. *Mesure de l'indice foliaire f_{vi}.*

Il faut tout d'abord rassembler les feuilles (ou les portions de feuilles) qui appartiennent à la même classe d'inclinaison i (casiers numérotés de 5 à 85 degrés d'angle, par exemple). Les feuilles sont donc coupées au fur et à mesure. De la même manière que pour la détermination de π_{vhj} (§ 412), la mesure des i indique le casier dans lequel on doit placer la feuille.

Les techniques de mesures des surfaces foliaires f_{vi} ainsi définies ont fait l'objet du paragraphe 413.

VII. — CALCUL DE LA SURFACE DES TACHES DE SOLEIL ET DES SURFACES DE FEUILLES ENSOLEILLÉES

La surface des taches de soleil s_{vh}, par unité de surface horizontale, à la base de la couche v, peut être calculée à partir de la surface des taches de soleil $s_{(v-1)h}$. Ce calcul est extrêmement simple si l'on admet les deux hypothèses suivantes H_{12} et H_{13}.

H_{12}. La probabilité de présence d'une feuille en un point donné de la couche v ne dépend pas de la position de ce point, que ce dernier soit dans une tache de soleil ou dans une zone d'ombre.

L'hypothèse H_{12} est délicate à admettre dans beaucoup de cas, En effet, la probabilité, dans le cas d'une plante isolée, de présence d'une feuille en un point d'un niveau donné dépend en fait de la position des feuilles supérieures compte tenu de la morphologie de cette plante. Si l'on considère maintenant une population, ce carac-

tère peut s'estomper plus ou moins, mais il est rare qu'il disparaisse complètement. En particulier, les plantes qui ont tendance à rejeter leurs feuilles à la périphérie ont une probabilité plus faible d'avoir des feuilles à l'ombre que celle d'avoir des feuilles au soleil, au moins dans les parties supérieures. Au contraire, les plantes qui maintiennent leurs feuilles au voisinage de leurs tiges, ont une probabilité d'avoir des feuilles à l'ombre plus grande que celle d'avoir des feuilles au soleil.

Par ailleurs, l'autre hypothèse nécessaire, l'hypothèse H_{13} peut se libeller ainsi :

H_{13}. L'épaisseur d'une couche peut être rendue suffisamment petite pour qu'il n'y ait pas superposition de feuilles d'une même couche par rapport au rayonnement solaire direct.

On peut écrire, si l'on admet H_{12} et H_{13} :

$$s_{\nu h} = s_{(\nu - 1)h} (1 - f_\nu U_{\nu h}) \tag{16}$$

où f_ν est la surface totale des feuilles de la couche ν rapportée à l'unité de surface de sol, et $U_{\nu h}$, la projection sur un plan horizontal de feuilles ensoleillées (H_{13} étant vérifiée) d'indice foliaire $f = 1$, faisant avec le rayonnement solaire direct des angles φ définis par l'ensemble des fréquences $\pi_{\nu hj}$ (voir § III).

Par récurrence, il est possible d'étendre cette relation et d'obtenir l'expression suivante :

$$s_{\nu h} = 1 (1 - f_1 U_{1h}) (1 - f_2 U_{2h}) \cdots\cdots (1 - f_\nu U_{\nu h}) \tag{17}$$

Cette expression se simplifie si les indices foliaires des couches successives sont choisis de telle façon que f_ν soit constant et si $U_{\nu h}$ ne varie pas entre ces couches ; il vient alors :

$$s_{\nu h} = (1 - f U_h)^\nu \tag{18}$$

Il n'est pas possible d'utiliser cette relation simplifiée (18) si les plantes ont un port tel que les feuilles du sommet soient dressées et les feuilles de la base plus étalées.

Dans le cas où les hypothèses H_{12} et H_{13} sont vérifiées expérimentalement, il est donc possible de calculer $s_{\nu h}$ à partir, d'une part, des $\pi_{\nu hj}$ mesurés ou bien des fréquences d'inclinaison $q_{\nu i}$ (§ VI) et d'autre part, des mesures d'indice foliaire f_ν.

L'hypothèse H_{12} étant admissible, il est également possible de déterminer la surface des feuilles ensoleillées de la couche ν, $f_{\nu hs}$ et des feuilles à l'ombre $f_{\nu ho}$ sans mesures supplémentaires à l'aide des relations suivantes :

$$f_{\nu hs} = s_{\nu h} f_\nu \tag{19}$$

$$f_{\nu ho} = f_\nu - f_{\nu hs} = f_\nu (1 - s_{\nu h}) \tag{20}$$

Compte tenu du caractère restrictif de H_{12}, il est conseillé d'utiliser avec prudence cette méthode de calcul de $s_{\nu h}$. Néanmoins, si H_{12} est admissible et si l'on peut calculer $\pi_{\nu hj}$ comme il est indiqué paragraphe VI, les mesures à effectuer se limitent à celles des fréquences d'inclinaison pour obtenir $\pi_{\nu hj}$ et à celles des indices foliaires f_ν. Ces deux mesures ne dépendent pas de la hauteur du soleil et ne doivent donc pas être répétées pour différentes hauteurs ; elles peuvent de plus être faites par temps couvert.

En outre (Bonhomme, 1970 *c*), la relation (18) peut être utilisée pour calculer l'indice foliaire cumulé depuis le sommet jusqu'au niveau ν soit $f\nu$ si l'on mesure $s_{\nu h}$ et si l'on connaît U_h.

VIII. — DÉTERMINATION DE L'ASSIMILATION NETTE DE L'UNITÉ DE SURFACE DE FEUILLE

On déterminera l'assimilation nette N_{vhj} des feuilles de la couche v, à l'instant h, pour un éclairement E_{vhj}, à partir d'une courbe expérimentale donnant l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille en fonction de l'éclairement. Dans le cas du maïs, à La Minière, la courbe de la figure 16 a été utilisée dans les calculs qui ont permis la construction de la figure 1. Une étude plus approfondie de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille est l'objet de la seconde partie de cet article. On notera que l'on n'a pas pu tenir compte de l'âge des différentes feuilles dans l'expérience citée (La minière 1969) ; on aurait dû déterminer autant de courbes du type de la figure 16 qu'il y avait de couches de feuilles.

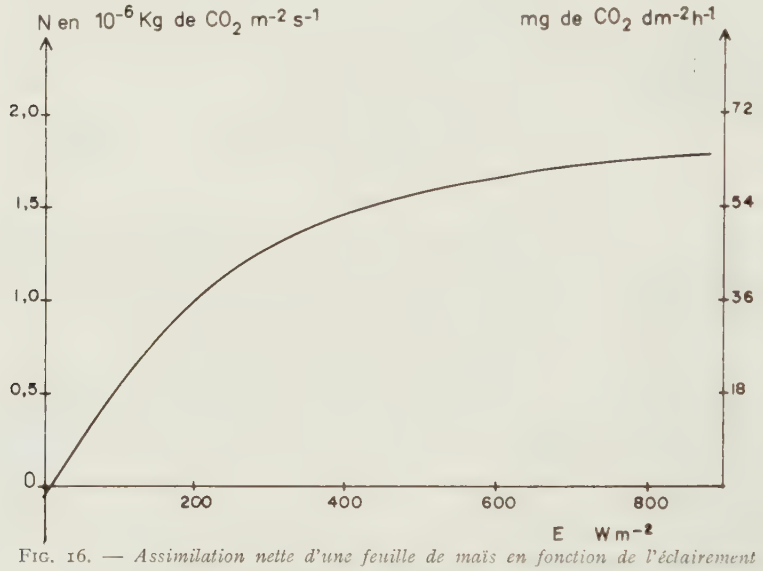


FIG. 16. — *Assimilation nette d'une feuille de maïs en fonction de l'éclairement*
— Il s'agit de la 3e feuille en partant du sommet, dans les jours qui suivent la floraison mâle.
— Des compléments d'information sur la culture sont indiqués dans la légende de la figure 1.
— Sources lumineuses : lampe à iode de 1 kW chacune et filtre d'eau de 8 cm d'épaisseur.
— Concentration en CO_2 dans l'air : 300 v p m.

IX. — PART DES ÉTUDES THÉORIQUES ANTÉRIEURES DANS LE PRÉSENT TRAVAIL

Ainsi qu'il était indiqué au début de ce chapitre, on précisera maintenant les apports théoriques fournis par l'étude bibliographique.

Les premiers calculs connus de la photosynthèse des cultures à l'aide de calculateurs sont ceux de DE WIT (1965). Le mode de raisonnement logique (§ 1) qui découle de l'emploi même de cette technique est certainement la contribution essentielle fournie par DE WIT (1965) aux travaux de ce type et tout particulièrement à celui-ci.

Le modèle conçu par DE WIT avait pour but de déterminer l'effet de chacun des facteurs introduits (rayonnement solaire direct, rayonnement solaire diffus, hauteur de soleil, surface foliaire, port des plantes, propriétés optiques des feuilles et réponse photosynthétique de l'unité de surface de feuille à un éclairement donné, etc.) sur l'assimilation nette de la culture.

Plus précisément DE WIT se proposait de déterminer, compte tenu de la gamme de variation connue de chacun de ces facteurs, les fluctuations d'assimilation nette qu'ils peuvent causer. Une telle démarche a eu naturellement pour conséquence un grand développement des phases de calculs, donc la multiplication des hypothèses au détriment du souci d'avoir à rendre compte de faits expérimentaux précis. Au contraire, le modèle ici proposé a lui pour objectif de définir un schéma d'expérimentation à partir d'une analyse théorique préalable. Le choix de l'ensemble des données à mesurer est alors le résultat d'un compromis qui tient compte des possibilités techniques de mesure de tel ou tel facteur et des hypothèses qu'il faudait admettre si une méthode de calcul était choisie. C'est pourquoi l'auteur a mis l'accent sur la formulation des hypothèses (tabl. 4) et sur la définition des diverses démarches permettant d'aboutir au résultat cherché. On retrouve à ce propos ces deux aspects, parfois contradictoires, que présentent souvent les modèles théoriques : le souci de prévoir (simulation) et celui de guider les recherches expérimentales.

TABLEAU 4

Liste récapitulative des hypothèses

H_1 : Il existe, dans une couche et à un instant donné, un seul type de feuille permettant ainsi d'associer à une valeur de l'éclairement une seule valeur de l'assimilation nette.

H_2 : La culture couvre régulièrement le sol.

H_3 : On ne tiendra pas compte des rayonnements diffusés dans la couche ν elle-même et qui peuvent contribuer à l'éclairement des feuilles de cette couche.

H_4 : Le nombre des classes d'éclairement des feuilles au soleil peut être divisé par 2 si la réponse photosynthétique des feuilles et leurs propriétés optiques sont indépendantes de la face de la feuille soumise au rayonnement solaire direct.

H_5 : Les rayonnements diffus sont homogènes dans une couche ; l'éclairement total qu'ils fournissent sur une feuille de cette couche ne dépend ni de la position de la feuille (ombre ou tache de soleil) ni de son orientation (H_3 est en pratique inclus dans H_5).

H_6 : La séparation entre les taches de soleil et les zones d'ombre est suffisamment nette pour que les effets de pénombre (rayons non parallèles dus au diamètre apparent du soleil, diffraction etc) puissent être négligés.

H_7 : On supposera que l'indice foliaire f_ν de la couche ν ne varie pas avec l'heure du jour (affaissement dû au flétrissement par exemple).

H_8 : Les feuilles d'une couche donnée ont les mêmes fréquences d'orientation par rapport au rayonnement solaire direct qu'elles appartiennent à l'ensemble des feuilles à l'ombre ou à celui des feuilles au soleil.

H_9 : A partir d'un point donné dans la végétation, la probabilité de voir le ciel à travers le feuillage qui le surplombe est la même, pour une hauteur donnée, dans toutes les directions (Nord, Sud, Est, Ouest).

H_{10} : L'azimut des feuilles (ou plus précisément de leur normale) a la même probabilité de prendre n'importe quelle valeur de 0 à 2π ; autrement dit, il n'y a pas d'azimut privilégié.

H_{11} : La probabilité pour qu'une feuille fasse un angle donné avec le plan horizontal ne dépend pas de l'azimut de cette feuille.

H_{12} : La probabilité de présence d'une feuille en un point donné d'une couche ne dépend pas de la position de ce point, que ce dernier soit dans une tache de soleil ou dans une zone d'ombre.

H_{13} : L'épaisseur d'une couche peut être rendue suffisamment petite pour qu'il n'y ait pas superposition de feuilles d'une même couche par rapport au rayonnement solaire direct.

La démarche de DE WIT repose sur la mesure des données suivantes (les symboles sont ceux employés dans le présent texte) :

N_ν l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille dont la valeur peut dépendre de l'âge de la feuille donc du niveau ν ;

J_h la valeur du rayonnement solaire direct lorsque le soleil est à la hauteur h ;

D_{oh} la valeur du rayonnement diffus du ciel et sa répartition pour chaque classe de hauteur (largeur 10 degrés, de l'horizon au zénith) ;

q la fréquence d'inclinaison des feuilles.

Les fréquences d'inclinaison des feuilles ne dépendaient pas du niveau, les plantes dont les feuilles du sommet sont érigées et celles de la base étalée sont donc exclues du modèle DE WIT ; les données concernant q_i sont présentées sous forme de courbes de fréquences cumulées (fig. 15).

De plus, DE WIT indique comme une alternative possible à une phase de calcul, une méthode de mesure de π_{hj} (§ 411).

Le mode de calcul de π_{hj} à partir de q_i utilisé par DE WIT est différent de celui présenté dans ce texte ; à ce sujet, l'auteur a largement bénéficié des conseils de son collègue J. ARNOUX (Station de Biométrie, I. N. R. A.).

Les autres termes que DE WIT a calculés sont :
$(D_{(\nu-1)h} - D_{\nu h}) + (A_{\nu h} - A_{(\nu-1)h})$ le rayonnement diffus total absorbé par la couche ν. $f_{\nu hs}$ et $f_{\nu ho}$ la surface rapportée à l'unité de surface de sol, des feuilles ensoleillées et des feuilles à l'ombre dans la couche ν.

Enfin le principe de la détermination des surfaces des feuilles ensoleillées et des feuilles à l'ombre, ne repose pas sur la mesure de la surface des taches de soleil.

En conclusion, l'apport de DE WIT (1965) a été considérable dans la plupart des travaux de cette nature. Il constitue avec la contribution de MONSI-SAEKI (1953) et celle de l'équipe de TARTU (ROSS 1968) la base essentielle des études actuelles en matière de modèles de photosynthèse des couverts végétaux.

MONSI-SAEKI (1953) avaient précédemment proposé une méthode d'étude de la pénétration du rayonnement diffus du ciel ou des nuages dans un couvert végétal dont l'inclinaison des feuilles sur le plan horizontal ne peut prendre qu'une seule valeur.

Lors d'un travail théorique, antérieur à celui précédemment cité, DE WIT (1959) avait nettement séparé la pénétration du rayonnement solaire direct de celui des rayonnements diffus. La méthode qui consiste à définir des classes d'éclairement (elles se réduisaient alors à deux) puis à rechercher la surface des feuilles qui se rangent dans l'une ou l'autre de ces classes, était utilisée dans un modèle pourtant classique ; on retrouve cette démarche dans le présent texte .

WARREN-WILSON (1960) et REEVE (1960) ont repris les résultats de MONSI SAEKI (1953) et précisé les éléments nécessaires au calcul du rayonnement solaire direct (§ VII) lors de l'analyse de la méthode des « Points Quadrats ». Cette méthode est destinée à caractériser la répartition spatiale du feuillage à l'aide d'une grande aiguille, qui se déplace selon une droite d'inclinaison h avec le plan horizontal, et dont on compte le nombre d'intersections avec les feuilles depuis le sommet jusqu'à la base de la végétation.

ISOBE (1962) a introduit, dans une étude théorique très complète, menée selon les moyens classiques (pas d'emploi de calculateur), une séparation entre la pénétra-

tion du rayonnement solaire direct et celle des rayonnements diffus. Il a de plus montré que le rôle des tiges était négligeable dans la plupart des cas.

MONTEITH (1965) a introduit explicitement la notion de tache de soleil.

Enfin DUNCAN *et al.* (1967) ont publié dans un esprit et sous une forme voisins de ceux de DE WIT (1965) une étude de la photosynthèse des couverts végétaux conçue pour être traitée par calculateur.

On ne doit pas omettre de citer en outre les nombreux travaux du groupe de TARTU (ROSS, 1968 ; ROSS et BICHELE, 1968, etc.).

Lors d'un précédent travail (CHARTIER, 1966 *a*), consacré à l'étude du microclimat lumineux dans la végétation, l'auteur avait précisé un certain nombre de notions ou de calculs repris dans le présent texte qui se rapportent en particulier au :

— principe de la détermination de la surface de feuilles de la couche ν ensoleillées $f_{\nu hs}$ et à l'ombre $f_{\nu ho}$ (§ III).

— mode de calcul de l'expression de cos φ à partir de l'inclinaison de la feuille et de la hauteur du soleil (§ 61).

— calcul de la surface des taches de soleil (§ VII).

En outre, le rôle des propriétés optiques des feuilles sur les modifications de composition spectrale lors de la pénétration des rayonnements diffus, non évoqués dans le présent texte, était étudié.

CONCLUSIONS

Au cours de cet article, on a supposé que la relation entre l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille et l'éclairement était connue afin de fixer l'attention sur l'analyse de la répartition de l'énergie d'origine solaire entre les feuilles de la culture. L'étude de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille, second et indispensable volet de ce travail est l'objet de la seconde partie de cet article. Le modèle proposé dans ce texte a été conçu pour déterminer la valeur de l'assimilation nette d'une culture et pour analyser le poids des facteurs autres que ceux liés à l'assimilation nette de la feuille. Les résultats seront évidemment aussi nombreux qu'il y a d'espèces cultivées et pour chacune d'entre elles de variétés et de techniques culturales possibles.

L'analyse, puis la mesure continue de l'assimilation nette des cultures est un premier stade à franchir ; on obtiendra alors en permanence la quantité de matériau à partir de laquelle les plantes se construiront. Ensuite l'analyse de la répartition des produits ainsi élaborés entre leurs différents organes permettra de rendre compte du grandissement différentiel des différentes parties de la plante. Enfin l'étude des phénomènes de développement qui, dans le schéma ci-dessus, entraînent des changements qualitatifs et quantitatifs dans la liste des organes destinataires devrait assurer, compte tenu des deux études précédentes, un meilleur contrôle de la production des cultures. Si l'on s'en tient à l'action des facteurs du milieu sur la production, on constate tout d'abord que le mode d'action d'un facteur donné sera différent pour les trois phénomènes cités plus haut (assimilation nette, répartition des produits, développement). Ces trois phénomènes étant pratiquement présents simultanément sur a même plante, le facteur du milieu considéré a, dans le schéma proposé, une triple

action. C'est pourquoi il est difficile d'analyser la nature exacte de l'effet de tel ou te facteur dès que l'on considère des périodes assez longues. On peut expliquer ainsi la variété et la faible précision des informations expérimentales que l'on possède en ce qui concerne les corrélations entre une production donnée et la plupart des facteurs du milieu.

Enfin, il est bon de préciser, à ce stade de notre travail, la nature des interventions humaines qui déplaceront dans le sens que la collectivité jugera favorable l'assimilation nette de la culture (augmentation de l'assimilation nette par unité de surface, diminution de la quantité d'eau transpirée assortie d'une réduction aussi faible que possible de l'assimilation nette, etc.). La première et la plus importante de ces interventions est certainement de nature génétique ; la sélection des plantes permet de faire varier les caractéristiques photosynthétiques et les propriétés optiques des feuilles, la surface foliaire et le port de la plante, etc.

En d'autres termes, les études d'assimilation nette des cultures doivent conduire à la définition de certains critères de sélection et un effort de diffusion des résultats obtenus dans cette direction est nécessaire.

Les techniques culturales constituent le second type d'intervention possible. A ce titre on notera que l'étude de l'assimilation nette des cultures peut fournir une contribution importante à l'élaboration et à l'interprétation des essais agronomiques relatifs à l'emploi de telle ou telle technique (irrigation, densité de semis, orientation des rangs, effet des engrais ou de traitements pesticides, etc.).

SUMMARY

NET ASSIMILATION OF A CULTIVATED CANOPY
I. — EXPERIMENTAL DETERMINATION OF THE NET ASSIMILATION OF A CROP FROM A THEORETICAL MODELLING

The net assimilation of a cultivated canopy can be determined from leaf assimilation and irradiance of the different leaves of the canopy. This first article deals essentially with the second point. More exactly, the questions is to determine a coherent set of measurements to calculate the real net assimilation of the different layers of the crop, The results corresponding to a maize canopy (LAI = 3.1 flowering period; at midday with a clear sky) are given on figure 1 (see also figure 4, 8, 11, 14, 15, 16).

The following terms have to be measured simultaneously :

— the net assimilation of the unit leaf area, N_{vhj} (layer v, time h, irradiance j) ;
— the irradiance due to the direct sunlight, J_h ;
— the profile of the downward diffused radiation measured upon a horizontal plane, D_{vh} ;
— the profile of the upward diffused radiation measured upon a horizontal plane, A_{vh} ;
— the profile of the sunflecks area measured upon a horizontal plane, s_{vh} ;
— the profile of the leaf area index, f_v ;
— frequencies of the angles between perpendicular to the leaf and the rays of the sun, π_{vhj} ;

Moreover the respiration and net assimilation of the other organs than leaves have to be mesured.

The assumptions introduced (table 4) give the limits of use of this model of computation. This way of determination of the actual net assimilation of the crop can be used instead of aerodynamic or energy budget methods.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON M. C., 1965. Some problems of simple characterization of the light climate in plant communities. In light as an ecological factor. *Report of the VIth British Ecological Society Symposium.* Blackwell Scientific publications, Oxford, 77-90.

ARCHER P., VERBRUGGHE M., 1970. Résultats non publiés.

BONHOMME R., 1970 *a*. Surface relative des taches de soleil dans la végétation. In : *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère.* I. N. R. A., Paris, 99-104.

BONHOMME R., 1970 *b*. Résultats non publiés.

BONHOMME R., 1970 *c*. Application de la technique des photographies hémisphériques *in situ* à la mesure de l'indice foliaire. In : *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère.* I. N. R. A., Paris (sous presse).

CHARTIER P., 1966 *a*. Étude du microclimat lumineux dans la végétation. *Ann. agron.*, **17** (5), 571-602.

CHARTIER P., 1966 *b*. Étude théorique de la photosynthèse globale de la feuille. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **263** (1), série D, 44-46.

CHARTIER P., 1966 *c*. Étude théorique de l'assimilation brute de la feuille. *Ann. Physiol. vég.*, **8** (3), 167-195.

CHARTIER P., 1967. Lumière, eau et production de matière sèche du couvert végétal. *Ann. agron.*, **18** (3), 301-331.

CHARTIER P., 1969. A model of CO_2 assimilation in the leaf. *I. B. P. Technical Meeting Report Treboň 1969.*

CHARTIER P., CHARTIER M., CATSKY J., 1970. Resistances for a carbon dioxide diffusion and for carboxilation as factors in bean leaf photosynthesis. *Photosynthetica*, **4**,(1) 48-57.

COMBRES J.-C. *et al.*, 1970. Un pyranomètre linéaire destiné à la mesure du rayonnement sous couvert végétal. In : *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère,* I. N. R. A., Paris, 59-70.

COMBRES J.-C., 1970. Résultats non publiés.

DUNCAN W. G., LOOMIS R. S., WILLIAMS W. A., HANAU R., 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, **38** (4), 181-205.

EVANS G. C., 1965. Model and measurement in the study of woodland light climates. In Light as an Ecological Factor. *Report of the VIth British Ecological Society Symposium.* Blackwell Scientific Publications Oxfort, 53-76.

HORIE T., 1966. Preliminary report of a method for estimating sunlight leaf area within a corn canopy. *The Journal of Agricultural Meteorology* Tokyo, **22** (2), 45-49.

ISOBE S., 1962. Preliminary studies on physical properties of plant communities. *Bull. nat. Inst. Agric. Sci. Nishigahara,* série A, Tokyo, **9**, 29-66.

MONTEITH J. L., 1965. Light distribution and photosynthesis in fied crops. *Annals of Botany*, **19**, 17-37.

MONSI M., SAEKI T., 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedentung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, **14**, 22-52.

NICHIPOROVICH A. A., 1961. Properties of plant crops as an optical system. *Sov. Pl. Physiol.*, **8**, 428-435.

PARCEVAUX S. de, ČATSKÝ J., 1970. Méthodes et techniques de mesure des surfaces foliaires. In : *Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère.* I. N. R. A., Paris (sous presse).

PERRIN de BRICHAMBAUT Ch., 1963. *Rayonnement solaire et échanges radiatifs naturels.* Gauthier-Villars, Paris, 300 p.

REEVE J. E., 1960. Annexe de l'article de J. WARREN-WILSON (1960). *New Phytol.*, **59**, 1-8.

ROSS J., 1968. The present state of investigation in the radiation regime of the plant cover (en russe, résumé anglais). *Actinometry and Atmospheric Optics, Rep. 6th Intern. Departm. Symp. on actinometry and atmospheric optics,* Tartu (Estonie), 255-260.

ROSS J., BICHELE S., 1968. Calculation of photosynthesis of leaf canopies (en russe, résumé en anglais) In : *Photosynthèse et productivité de la couverture végétale.* Tartu, 75-110.

SHIMAN L. M., 1967. Détermination of the orientation of plant leaves in space. *Soviet Plant Physiol.*, **14**, 326-328.

SZEICZ G., MONTEITH J. L., DOS SANTOS J. M., 1964. Tube solarimeter to measure radiation among plants. *J. Appl. Ecol.*, **1** (1), 169-174.

WARREN-WILSON J., 1960. Inclined point quadrats. *New Phytol.*, **59**, 1-8.

WIT C. T. de, 1959. Potential photosynthesis of crop surface. *Netherlands J. Agric. Sci.*, **7**, 141-149.

WIT C. T. de, 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agricultural Research Reports* (663), Wageningen, 57 p.

Ann. Physiol. vég., 1969, **11** (3), 221-263.

ASSIMILATION NETTE D'UNE CULTURE COUVRANTE

II. — La réponse de l'unité de surface de feuille

P. CHARTIER

Station centrale de Bioclimatologie,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

Annales de Physiologie végétale
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, Paris-7e

Ann. Physiol. vég., 1969, **11** (3), 221-263.

ASSIMILATION NETTE D'UNE CULTURE COUVRANTE

II. — La réponse de l'unité de surface de feuille [1]

P. CHARTIER

Station centrale de Bioclimatologie,
Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles
Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

L'analyse de l'assimilation nette d'une culture couvrante (Chartier, 1969 *b*) a permis de mettre en évidence le rôle particulièrement important de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille. Une étude théorique de cette dernière est tout d'abord présentée en vue de préciser le poids des différents phénomènes élémentaires intervenant dans le processus d'assimilation. C'est ainsi que différents paramètres (résistances à la diffusion, résistance à la carboxylation, rendement lumineux maximal de la photosynthèse) y sont définis et des méthodes de détermination proposées.

Les résultats d'une étude expérimentale de l'assimilation nette des deux premières feuilles épicotylaires d'une plantule de haricot sont ensuite présentés. Il en ressort notamment que la diffusion du CO_2 en phase liquide depuis les méats intercellulaires jusqu'aux sites de carboxylation (processus caractérisé par la résistance dans le mésophylle r_m) est un facteur limitant essentiel de l'assimilation nette dès que l'éclairement est suffisamment élevé.

INTRODUCTION

Au cours de l'article précédent concernant le calcul de l'assimilation nette des cultures (Chartier. 1969 *b*), la relation entre l'éclairement et l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille était supposée connue ; ceci a permis de fixer l'attention sur l'analyse de la répartition des photons d'origine solaire entre les feuilles de la culture. Il faut maintenant revenir à l'étude de l'assimilation nette de l'unité de

[1] Deuxième partie de l'article principal d'une thèse de Doctorat d'État ; la première partie de cet article est paru dans Ann. Physiol. vég., 1969, **11** (2).

surface de feuille ou, plus précisément, à celle de la relation entre cette dernière grandeur et l'éclairement, soit N(E) (1). En effet, bien que l'assimilation nette dépende également des autres conditions climatiques, du stade de croissance et de diverses conditions physiologiques (âge de la feuille par exemple), cette forme est la plus adaptée à l'étude précédente ; ces différents facteurs apparaîtront néanmoins d'une manière indirecte par leur action sur tel ou tel paramètre introduit dans la relation N(E).

L'étude de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille est faite à l'aide de démarches physiques. Les différents phénomènes élémentaires impliqués (diffusion du gaz carbonique, dégagement du CO_2 dû à la respiration, cinétique chimique, absorption des photons) caractérisés par un ou plusieurs paramètres propres à la feuille (résistance à la diffusion du CO_2 par exemple) ont été traduits par des lois simples de physique et de chimie, puis regroupés afin de fournir une expression globale de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille. Si dans une telle expression, on choisit E comme variable, elle constitue bien la relation N(E) recherchée. Les études expérimentales entreprises à la suite de cette analyse sur modèle ont essentiellement pour but de déterminer la valeur numérique des paramètres introduits dans la relation N(E), afin de pouvoir notamment calculer N pour toutes valeurs de E rencontrées dans la culture.

L'utilisation d'une telle démarche permet, en outre, de mieux préciser le poids de chacun des processus élémentaires de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille et par suite, de pouvoir agir d'une manière plus précise sur tel ou tel goulot d'étranglement grâce à l'amélioration génétique par exemple.

I. — RAPPEL DES ANALYSES THÉORIQUES ANTÉRIEUREMENT PROPOSÉES

La recherche de relations théoriques susceptibles de rendre compte de l'assimilation nette ou brute de l'unité de surface de feuille est une préoccupation finalement très ancienne. La relation (1) dont la représentation graphique (P en fonction de E) est celle d'une hyperbole équilatère est utilisée depuis longtemps :

$$P = N - R = \frac{bE}{1 + aE} \qquad (1)$$

où

P est l'assimilation brute
N l'assimilation nette de CO_2
R l'intensité de la respiration
E l'éclairement ou l'énergie lumineuse incidente
b, a des constantes dépendantes de la plante et des conditions du milieu.

On notera que la constance de a et de b ne peut être admise que si la concentration en gaz carbonique de l'air, la température, les conditions d'alimentation en eau etc. sont maintenues constantes lorsque E varie.

(1) Se reporter à l'Annexe, pour l'explication des symboles.

Les travaux qui ont le plus directement été à l'origine de l'étude proposée sont ceux de RABINOWITCH (1951), GAASTRA (1959), MONTEITH (1963) et LAKE (1967 *a* et *b*) Les apports de RACKHAM (1965) et de LAISK (1968, 1969) complètent la liste des sources de l'auteur. Ce dernier a déjà publié des articles sur ce sujet (CHARTIER, 1966 *b* et *c*, CHARTIER, 1969 *a* ; CHARTIER, CHARTIER, CATSKÝ, 1970) dont certains éléments ont été repris dans le présent texte.

RABINOWITCH (1951) appliquant la loi d'action de masse à une série d'équilibres chimiques, représentatifs des réactions photosynthétiques, a abouti à différentes solutions selon que tel ou tel terme pouvait être négligé. L'une de ses solutions a été retenue, sous une forme voisine, dans le texte ; elle correspond au cas où la diffusion serait très rapide, la carboxylation irréversible et relativement plus lente (§ 222).

GAASTRA (1959) a appliqué la loi de Fick à la diffusion du gaz carbonique depuis l'air extérieur jusqu'aux chloroplastes. Il aboutit à l'équation (2) reprise paragraphe 221. En outre, il a défini une méthode de mesure des résistances à la diffusion dans l'air et à travers les stomates (§ 3), après avoir constaté que les trajets suivis par les molécules de CO_2 depuis l'air extérieur jusqu'aux cellules du mésophylle sont pratiquement les mêmes, en sens inverse, de ceux relatifs à la vapeur d'eau.

MONTEITH (1963) reprenant les deux travaux précédents en a fait une synthèse que l'on a développée dans ce texte (§ 223).

RACKHAM (1965) a proposé une détermination directe de la résistance à la diffusion du CO_2 en phase liquide à partir de considérations anatomiques.

LAKE (1967) a étudié l'influence de la respiration sur les échanges de CO_2 à la lumière. Son approche a fourni à l'auteur du présent texte les éléments nécessaires à l'introduction de la respiration (§ 22) dans le processus d'assimilation nette.

LAISK (1968) enfin, reprenant des travaux de GORSKI (1962), a examiné l'influence de la pénétration des rayonnements lumineux dans les tissus chlorophylliens.

II. — DÉTERMINATION DES PARAMÈTRES CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSIMILATION NETTE DE LA FEUILLE A L'AIDE D'UNE ÉTUDE THÉORIQUE

2. 1. — *Principe de l'étude théorique*

L'assimilation nette de l'unité de surface de feuille se traduit par un échange de masse (CO_2) et d'énergie entre le système feuille et le milieu. En se donnant une représentation schématique de cette feuille, on a vu qu'il était possible d'appliquer des lois simples de physique ou de chimie pour rendre compte des phénomènes élémentaires, puis de les combiner afin d'obtenir une expression synthétique de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille en fonction des différentes grandeurs introduites (éclairement, concentration en gaz carbonique de l'air, paramètres caractéristiques de la plante).

Une telle méthode de travail suppose que l'on puisse caractériser chaque partie de la feuille ou chaque phénomène physiologique par un paramètre déterminé. Par exemple, la diffusion du gaz carbonique de l'air aux chloroplastes dépend, entre

autres, des structures anatomiques du mésophylle ; ces dernières seront caractérisées par la valeur d'une résistance définie pour le phénomène considéré. De même les limitations de la photosynthèse de nature biochimique, rendant compte par exemple d'une nutrition minérale insuffisante, seront appréciées par la valeur d'une constante de vitesse de réaction. La vérification d'un modèle ainsi construit suppose que la durée de chaque expérience soit suffisamment courte pour que les valeurs des paramètres introduits restent constantes.

En effet, le milieu et le potentiel génétique conduisent à une continuelle modification de ces paramètres qu'il est prématuré de vouloir mettre en équation. Il est, par contre, indispensable à un instant donné de savoir les mesurer. La mesure de ces paramètres constituera un objectif essentiel de cette partie du texte.

L'assimilation nette de la feuille peut être décomposée en quatre phénomènes (fig. 1) :

— un processus de diffusion du gaz carbonique depuis l'air extérieur jusqu'aux sites de carboxylation dans les chloroplastes (partie droite de la figure 1) ;

— un processus biochimique de fixation du gaz carbonique (partie centrale de la figure 1) ;

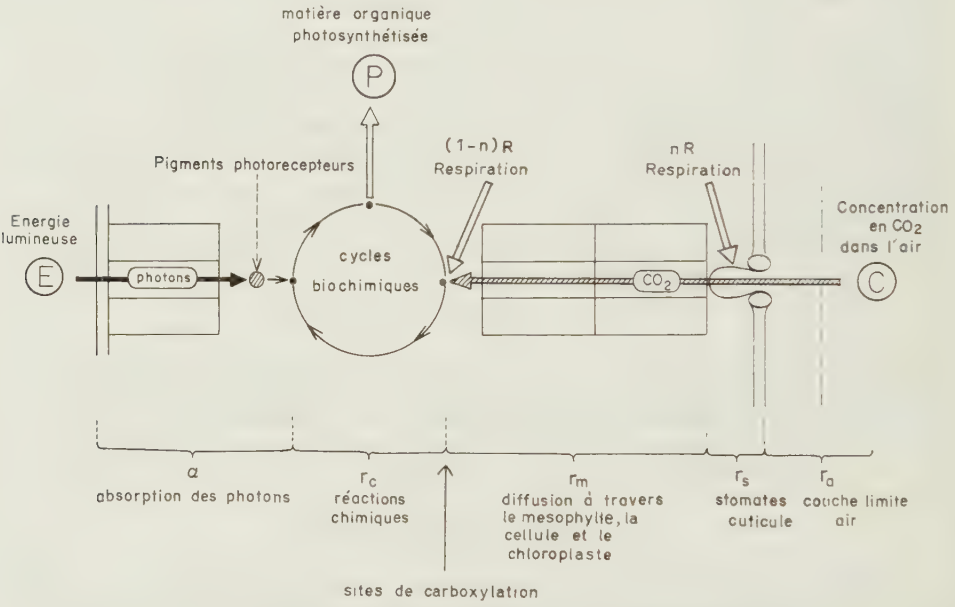


FIG. 1. — *Les principaux processus élémentaires de l'assimilation nette du CO_2*
La signification des lettres est celle indiquée sur la liste récapitulative des symboles

— un processus photochimique lié directement à l'énergie lumineuse absorbée (partie gauche de la figure 1) ;

— un dégagement de molécules de gaz carbonique dû à la respiration et qui se traduit par une « injection » de gaz carbonique dans le flux de CO_2 venant de l'air extérieur (les deux sites d'injection étudiés sont indiqués dans la partie droite de la figure 1).

L'étude théorique proposée ne s'applique que dans les cas où le régime perma-

nent est atteint. Cette partie a déjà fait l'objet de diverses publications (CHARTIER, 1966 *b* ; CHARTIER, 1966 *c* ; CHARTIER, 1969 *a*), il n'est donc pas nécessaire de rappeler le détail des différents résultats.

2. 2. — *Expression générale de l'assimilation nette*

2. 21. *Phase de diffusion.*

On peut rendre compte de la phase de diffusion à l'aide de la formule (2) proposée par GAASTRA (1959), si le lieu d' « injection » du gaz carbonique d'origine respiratoire est au niveau des sites de carboxylation ($n = 0$, fig. 1). Ce cas particulier restera admis tout au long de ce paragraphe et l'on reviendra sur les conséquences de cette hypothèse ultérieurement.

Il vient :

$$N = \frac{C - C_1}{r_a + r_s + r_m} \qquad (2)$$

où N est l'assimilation nette de CO_2 par unité de surface de feuille

C la concentration en gaz carbonique dans l'air

C_1 la concentration en gaz carbonique au niveau des sites de carboxylation

r_a la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air et tout particulièrement dans la couche limite (microturbulence, dimension et nature de la surface de la feuille)

r_s la résistance à la diffusion du CO_2 à travers les stomates, la cuticule et les méats intercellulaires si ces derniers sont remplis de gaz

r_m la résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle ou résistance à la diffusion du CO_2 en phase liquide ; cette diffusion en phase liquide a lieu depuis les cavités sous-stomatiques ou les méats intercellulaires jusqu'aux sites de carboxylation au sein même des chloroplastes.

Le gaz carbonique est utilisé au niveau des chloroplastes, par les réactions chimiques de la photosynthèse. En régime permanent, sa vitesse de disparition à l'emplacement des sites de carboxylation, est égale à ce qui est fourni par les deux sources d'approvisionnement (N, diffusion depuis l'air extérieur et R, respiration).

2. 22. *Réactions photosynthétiques.*

En reprenant les résultats de RABINOWITCH (1951) on peut écrire (CHARTIER, 1966 *b* et *c*) :

$$N + R = \frac{\alpha E \frac{C_1}{r_c}}{\alpha E + \frac{C_1}{r_c}} \qquad (3)$$

où α représente le rendement lumineux maximal de la photosynthèse

E, l'éclairement

r_c la résistance à la carboxylation

et R, la respiration rapportée à l'unité de surface de feuille.

Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α a les dimensions d'un rapport (masse de CO_2 absorbée sur énergie). On verra ultérieurement (fig. 2) que α est la pente de la partie linéaire des courbes donnant l'assimilation nette en fonction de l'énergie lumineuse incidente pour les faibles valeurs de cette dernière.

Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse peut se définir par rapport à :

— l'énergie lumineuse incidente (α)
— l'énergie lumineuse absorbée (α_a)
— l'énergie lumineuse absorbée par les seuls pigments photosynthétiques (α_{ap}).

Dans ce dernier cas le rendement lumineux maximal de la photosynthèse (α_{ap}) se rapporte uniquement au processus de photosynthèse lui-même. Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α_a par rapport à l'énergie lumineuse absorbée

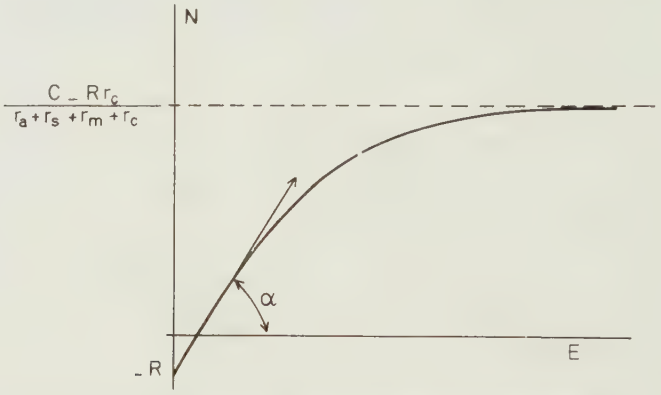


Fig. 2. — *Assimilation nette en fonction de l'éclairement*
Cette courbe résulte de l'étude théorique proposée dans le texte

se déduit du précédent si l'on connaît le pourcentage d'énergie absorbée par les corps autres que les pigments photorécepteurs, soit γ. Enfin, α se déduit de α_a si l'on connaît le facteur d'absorption β de la feuille pour la lumière considérée. Il vient :

$$\alpha = \beta\alpha_a = \beta\gamma\alpha_{ap} \qquad (4)$$

On remarquera que α intervient dans l'équation (3) et par suite dans toutes celles qui suivront, sous la forme du produit αE. Or ce dernier produit est constant quel que soit le rendement lumineux maximal de la photosynthèse que l'on a choisi :

$$\alpha E = \alpha_a E_a = \alpha_{ap} E_{ap} \qquad (5)$$

où E est l'énergie lumineuse incidente
E_a l'énergie lumineuse absorbée par la feuille ($E_a = \beta E$)
E_{ap} l'énergie lumineuse absorbée par les seuls pigments photorécepteurs

$$(E_{ap} = \gamma E_a = \gamma\beta E)$$

Il s'ensuit que le choix de l'une quelconque des 3 expressions du rendement lumineux maximal (α ou α_a ou α_{ap}) n'a pas d'incidence sur la détermination des autres paramètres introduits (les diverses résistances).

Le rendement lumineux maximal α_{ap} et compte tenu des relations (4) les rendements α et α_a dépendent de la composition spectrale de la lumière ; α prend des valeurs élevées pour une lumière correspondant à une bande d'absorption des pigments photorécepteurs.

Par ailleurs, l'expression (3) montre que la résistance à la carboxylation r_c a bien les dimensions d'une résistance à la diffusion comme r_a, r_s et r_m. Si l'on admet

que le régime permanent est établi, tout freinage dans les processus biochimiques de la photosynthèse se répercutera sur la première réaction (carboxylation) et entraînera une augmentation de r_c. Cette résistance à la carboxylation doit donc être particulièrement sensible à tout ce qui affecte les réactions biochimiques (effet de la température, de l'alimentation minérale, de l'état physiologique ou pathologique, etc.).

2. 23. *Expression générale de l'assimilation nette.*

Il est possible, comme MONTEITH (1963) l'a déjà fait, d'éliminer C_1 entre les deux relations (2) et (3) si l'on se place dans le cas du régime permanent. Il vient :

$$N + R = \frac{C - N(r_a + r_s + r_m)}{\frac{1}{\alpha E}[C - N(r_a + r_s + r_m)] + r_c} \qquad (6)$$

où l'on rappellera que :

N représente l'assimilation nette de CO_2 par unité de surface de feuille (kg de CO_2 m^{-2} s^{-1} ou mg de CO_2 dm^{-2} heure^{-1})

R le dégagement de CO_2 par unité de surface correspondant à la respiration (mêmes unités que N)

C la concentration en CO_2 dans l'air (kg de CO_2 m^{-3} ou vpm) (1)

E l'énergie lumineuse incidente dans la gamme 400 à 700 nm (Wm^{-2})

α le rendement lumineux maximal de la photosynthèse (kg de CO_2 joule^{-1} ou ou mole einstein^{-1})

r_a la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air (s m^{-1} ou s cm^{-1})

r_s la résistance à la diffusion du CO_2 au niveau des stomates, de la cuticule et des méats intercellulaires remplis d'air (s m^{-1} ou s cm^{-1})

r_m la résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle, ou en phase liquide, de la surface extérieure des cellules aux sites de carboxylation à l'intérieur même des chloroplastes (s m^{-1} ou s cm^{-1}).

La relation (6) est une fonction implicite de N ; c'est l'équation d'une hyperbole si l'on prend N et E comme variables (fig. 2). On peut utiliser également N et C ; il semble toutefois que le modèle proposé ne soit plus représentatif des faits expérimentaux observés pour les très faibles valeurs de la concentration en gaz carbonique dans l'air. On se contentera donc de l'utiliser pour des concentrations en CO_2 dans l'air voisines de celles rencontrées dans les conditions naturelles.

La branche d'hyperbole N(E) tracée pour une valeur donnée de C (fig. 2) présente les caractéristiques suivantes :

— elle passe par le point (E = 0 ; N = — R)

— elle admet au point (E = 0, N = — R) une tangente égale au rendement lumineux maximal α

— elle admet une asymptote horizontale (palier) dont l'ordonnée à l'origine est donnée par :

$$N_{max} = \frac{C - r_c R}{r_a + r_s + r_m + r_c} \qquad (7)$$

Ces relations théoriques (6 et 7) concordent avec de nombreux résultats expérimentaux concernant l'influence de tel ou tel facteur sur l'assimilation nette de la

(1) Note : On recommandera l'utilisation de vpm au lieu de ppm pour bien montrer qu'il s'agit de parties par million en volume et non pas en masse.

feuille ; elles rendent compte notamment des effets respectifs de l'énergie lumineuse E et de la concentration en gaz carbonique C (sauf pour les valeurs très faibles ou très élevées de C). L'influence de la composition spectrale par l'intermédiaire de α est conforme à ce qui a été décrit par GABRIELSEN (1940). Indépendamment de son effet sur la respiration R, la température doit agit essentiellement par l'intermédiaire de r_c, expliquant ainsi des résultats expérimentaux classiques (GAASTRA, 1959 ; LUDWIG, SAEKI, EVANS, 1965).

Les formules (6) et (7) rendent compte également par le terme r_a de l'influence de la ventilation (WAGGONER, MOSS, HESKETH, 1963).

Les conditions d'alimentation en eau agissent de plusieurs manières sur la photosynthèse, la résistance r_s est dans le modèle, le paramètre le plus sensible à ces facteurs ; mais la résistance dans le mésophylle r_m puis r_c et α peuvent être également affectés si les conditions deviennent trop mauvaises.

On doit garder néanmoins une certaine prudence dans ce genre de considérations, car l'action de ces facteurs sur l'un ou l'autre des paramètres r_a, r_s, r_m, r_c et α demande encore à être précisée expérimentalement. Par ailleurs on remarquera que la connaissance de ces 5 paramètres permet de tracer, grâce à l'équation (6), les différentes courbes donnant l'assimilation nette en fonction de l'éclairement ou de la concentration en gaz carbonique (dans la limite, bien entendu, des hypothèses admises).

Il est donc nécessaire de définir les méthodes de détermination des paramètres r_m et r_c, celles des termes r_a, r_s et α étant déjà connues.

2. 3. — *Méthode de détermination des résistances r_m et r_c*

Les études théoriques en matière de physiologie végétale ne peuvent présenter un intérêt que si l'on est capable d'affecter à chacun des termes introduits des valeurs numériques issues de l'expérimentation.

Dans le cas présent, si l'on considère l'expression générale (6), il est possible :

- de mesurer directement l'assimilation nette N, la concentration en gaz carbonique C, l'énergie lumineuse incidente E ;
- d'apprécier la respiration R ; pratiquement on se donnera une valeur arbitraire de R (la respiration à l'obscurité par exemple), on mènera les calculs jusqu'à leur terme, puis l'on testera l'effet d'une augmentation de R (photorespiration) sur les résultats obtenus ;
- de calculer la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air r_a et la résistance à la diffusion du CO_2 r_s à travers les stomates, la cuticule et les méats remplis d'air à partir de mesures de transpiration et d'évaporation à l'aide de la méthode définie par GAASTRA (1959).

La résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle r_m et la résistance à la carboxylation r_c restent encore à déterminer. Pour obtenir leur valeur, il faut, tout d'abord, remplacer les termes connus, dans la relation (6), par leur valeur numérique obtenue pour chaque point expérimental ; on aboutit ainsi à une relation linéaire entre r_c et r_m pour chaque point (on vérifiera aisément à partir de l'expression (6) que cette relation est bien linéaire). Il vient pour i points expérimentaux :

$$\begin{aligned} r_c &= a_1 r_m + b_1 \\ r_c &= a_2 r_m + b_2 \\ r_c &= a_i r_m + b_i \end{aligned} \qquad (8)$$

Si l'on admet de plus que r_m et r_c conservent la même valeur dans les gammes d'éclairement et de gaz carbonique utilisées au cours des i mesures, les relations (8) forment un système de i équations à 2 inconnues. Pratiquement, on peut le résoudre soit par le calcul numérique assorti d'une analyse statistique, soit plus simplement par une méthode graphique. Il suffit de tracer les i droites dont les équations forment le système (8) et de déterminer sur le graphique les intersections de toutes ces droites prises 2 à 2 (fig. 3). On a ainsi non seulement une valeur moyenne des résistances r_m et r_c, mais aussi une information concernant la dispersion des valeurs numériques obtenues pour r_m et r_c. Pratiquement, pour construire la famille des droites dont il est question, il suffit de calculer (fig. 3) :

$$b_i = [C - N(r_a + r_s)] \left[\frac{1}{(N + R)} - \frac{1}{(\alpha E)} \right] \tag{9}$$

$$-\frac{b_i}{a_i} = \frac{C - N(r_a + r_s)}{N} \tag{10}$$

On notera que si l'objectif poursuivi est la mesure de r_m et de r_c les équations (9) et (10) sont les seules qui seront calculées, toutes les précédentes n'étant, sous cet angle, que des intermédiaires.

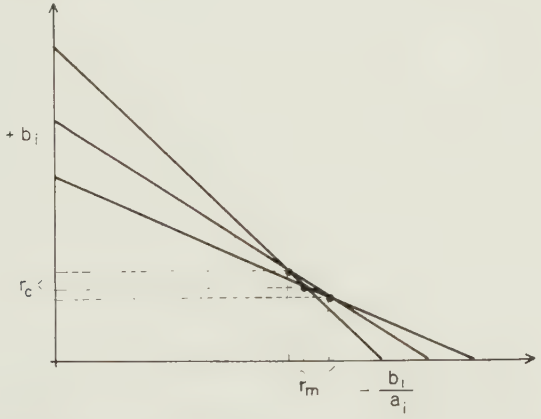


FIG. 3. — *Résolution graphique du système d'équation* (8) *en vue de déterminer* r_m *et* r_c.

Les valeurs de b et de $-\frac{b}{a}$ sont calculées à l'aide des relations (9) et (10)
Chaque droite correspond à un point expérimental

La précision de cette méthode est mauvaise pour les faibles valeurs de l'éclairement (partie linéaire ascendante de la figure 2) ; en effet, la valeur des termes a_i et b_i est alors nulle (on le vérifiera à partir de la relation (6)). Cette justification mathématique est une confirmation d'une explication plus physiologique ; il est, en effet, difficile de concevoir que l'on puisse apprendre quelque chose sur un phénomène de diffusion (r_m) ou de carboxylation (r_c) dans une gamme d'éclairement où l'on admet généralement que seuls les processus photochimiques sont déterminants.

L'ensemble des grandeurs introduites dans le modèle peut être ainsi déterminé. Toutefois, il a fallu, lors de l'établissement du modèle ou bien au cours du calcul de r_m et de r_c, faire un certain nombre d'hypothèses sur lesquelles on reviendra lors de la discussion des résultats.

III. — MESURES DES PARAMÈTRES CARACTÉRISTIQUES DE L'ASSIMILATION NETTE DES DEUX PREMIÈRES FEUILLES D'UNE PLANTULE DE HARICOT

Une étude expérimentale sur *Phaseolus vulgaris*, variété *Mistral*, a été faite à titre d'exemple en vue de mesurer les paramètres caractéristiques de l'assimilation nette des deux premières feuilles épicotylaires. Rappelons que ces paramètres sont :

- r_a, la résistance à la diffusion du CO_2 dans la couche limite entourant la feuille ;
- r_s, la résistance à la diffusion du CO_2 à travers les stomates, la cuticule, jusqu'aux surfaces évaporantes au sein de la feuille (r_s inclus le trajet à travers les espaces intercellulaires remplis d'air) ;
- r_m, la résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle, plus précisément depuis la surface des cellules en contact avec les espaces intercellulaires (pleins d'air) jusqu'aux sites de carboxylation au sein des chloroplastes (diffusion en phase liquide) ;
- r_c, la résistance à la carboxylation, caractéristique des premières réactions biochimiques ;
- α, le rendement lumineux maximal de la photosynthèse, caractéristique des réactions photochimiques.

La partie originale de cette étude expérimentale réside essentiellement dans la séparation des résistances r_m et r_c. Elle a déjà donné lieu à un article en langue anglaise (Chartier, Chartier, Čatský, 1970).

3. 1. — *Le matériel végétal*

Les plantules de haricot étaient soumises aux différentes expériences à l'âge de 12 jours (à une température comprise entre 20 et 25°C) au stade 2 feuilles. Les paramètres caractéristiques de l'assimilation nette ont été déterminés pour ces deux premières feuilles en place. Les plantules se sont développées dans les conditions contrôlées suivantes :

Éclairement :

durée 16 heures

énergie 130 W m^{-2}

nature de la source : tube fluorescent Philips TLM 120 W/33 RS

Température des feuilles (température de l'air constante et égale à 20°) :

26° le jour

20° la nuit

Humidité relative de l'air ambiant :

80 p. 100.

Bien que les conditions climatiques et le matériel génétique soient relativement homogènes, des différences de développement entre les individus apparaissaient nettement à ce stade.

Les plantules, placées dans des pots de 0,5 litre, contenant un gravier fin, étaient

alimentées par la solution nutritive suivante (solution courante mise au point par la Station de Physiologie, Versailles, I. N. R. A.) :

Pour un litre d'eau monopermutée, KNO_3 1,21 mg, $Ca(NO_3)_2$, 4 H_2O 2,36 mg, NH_4NO_3 0,64 mg, NaCl 0,05 mg, $MgSO_4$ 7 H_2O 0,74 mg, KH_2PO_4 0,10 mg, K_2HPO_4 0,05 mg et différents oligo-éléments (Fe, B, Zn, Mn, Cu, Mo).

3. 2. — *Les techniques de mesure*

On a utilisé la technique classique de la chambre d'assimilation afin d'obtenir des mesures précises de l'assimilation nette.

3. 21. *Les grandeurs à mesurer.*

Afin de déterminer les paramètres caractéristiques de l'assimilation nette r_a, r_s, r_m, r_c et α on doit mesurer, au cours d'une même expérience, les grandeurs suivantes :

- la différence entre les concentrations en gaz carbonique de l'air, à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation (kg de $CO_2 m^{-3}$) ;
- la concentration absolue en gaz carbonique de l'air à la sortie de la chambre d'assimilation (kg de CO_2 m^{-3}) ;
- les températures du point de rosée ou les concentrations en vapeur d'eau dans l'air à l'entrée et à la sortie de la chambre d'assimilation (kg de H_2O m^{-3}) ;
- la surface des deux feuilles (m^2) ;
- le débit d'air à l'entrée de la chambre d'assimilation (m^3 s^{-1}) ;
- l'éclairement ou énergie lumineuse incidente (W m^{-2}) ;
- la température moyenne des deux feuilles.

En outre, des expériences complémentaires dans lesquelles les feuilles sont remplacées par des feuilles de papier buvard ayant la même forme et la même surface, servent à déterminer r_a. Au cours de ces expériences, il convient de mesurer :

- les températures du point de rosée ou les concentrations en vapeur d'eau dans l'air avant et après la chambre d'assimilation (kg de H_2O m^{-3}) ;
- le débit d'air à l'entrée de la chambre d'assimilation (m^3 s^{-1}) ;
- la température moyenne des deux feuilles de buvard.

L'assimilation nette N, la transpiration ou l'évaporation rapportée à l'unité de surface de feuille se calculent à partir des formules suivantes :

$$N = \Delta(CO_2) \frac{Q}{S} \qquad (11)$$

où N est l'assimilation nette (kg de CO_2 m^{-2} s^{-1})

$\Delta(CO_2)$ la différence de concentration en CO_2 avant et après la chambre (kg de CO_2 m^{-3})

Q le débit d'air (m^3 s^{-1})

S la surface des feuilles (m^2)

et

$$T' = (C'_S - C'_E) \frac{Q}{S} \qquad (12)$$

où T' est la transpiration (kg de H_2O m^{-2} s^{-1}).

C'_S la concentration en vapeur d'eau réelle ou concentration saturante à la température du point de rosée, à la sortie de la chambre (kg de H_2O m^{-3}).

C'_E la concentration en vapeur d'eau réelle ou concentration saturante à la température du point de rosée à l'entrée de la chambre (kg de H_2O m^{-3})
Q et S, voir ci-dessus.

3. 22. *La chambre d'assimilation.*

La chambre d'assimilation utilisée (fig. 4), en plexiglass, fabriquée dans les ateliers de la Station centrale de Bioclimatologie, a été conçue spécialement pour les plantules de haricot étudiées. De forme circulaire (diamètre 24 cm), elle est complètement immergée dans un bain régulé à température constante. A la partie supérieure une couche d'eau (3, fig. 4), dont l'épaisseur est maintenue constante par débordement, évite les échauffements excessifs, au sein de la chambre (une couche d'eau de 2 cm d'épaisseur absorbe complètement les rayonnements infrarouges de longueur d'onde supérieure à 1 350 nm et plus de la moitié de ceux supérieurs à 1 150 nm).

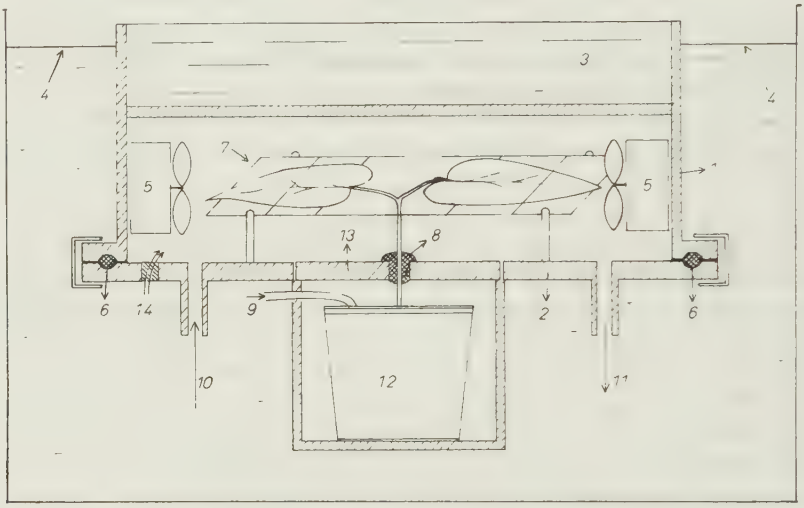


FIG. 4. — *Schéma de la chambre d'assimilation*

1. Partie supérieure de la chambre
2. Partie inférieure de la chambre
3. Couche d'eau arrêtant les rayonnements infrarouge
4. Niveau de l'eau dans le bain thermostaté
5. Ventilateurs avec leurs micromoteurs
6. Joint torique
7. Support des feuilles
8. Bouchon en terostat
9. Tube d'irrigation du pot
10. Entrée de l'air
11. Sortie de l'air
12. Pot en PVC
13. Couvercle de la boîte contenant le pot avec une fente pour la tige
14. Fils électriques des thermocouples ou d'alimentation des ventilateurs

(d'après CHARTIER, CHARTIER, ČATSKÝ, 1970)

Le pot (12, fig. 4), placé dans un compartiment inférieur, est isolé par une plaque de plexiglass (13) de l'enceinte de mesure proprement dite ; l'étanchéité au niveau de la tige est assurée par un bouchon en terostat (8).

La mise en place des plantules se fait, la chambre d'assimilation étant sortie

du bain thermostaté, grâce à la séparation entre la partie supérieure (1) et la partie inférieure (2) ; l'étanchéité est assurée par un joint torique (6).

Les feuilles sont maintenues en position horizontale par des fils de nylon tendus sur un support (7).

L'irrigation du pot peut être faite, la chambre d'assimilation demeurant fermée, par le tube (9).

La ventilation à l'intérieur de la chambre est assurée par deux ventilateurs animés par deux micromoteurs placés au sein même de la chambre (5). Cette ventilation est nécessaire à l'homogénéisation des températures des feuilles, à l'abaissement de leur température moyenne sous fort éclairement et à une meilleure connaissance des valeurs des concentrations en CO_2 et en vapeur d'eau (température du point de rosée) de l'air dans la chambre. La concentration absolue en CO_2 ou en vapeur d'eau dans la chambre est égale à la valeur mesurée à la sortie de la chambre lorsqu'il y a ventilation. En effet, l'air qui s'échappe de la chambre, grâce à la surpression fournie par la pompe, est un échantillon de l'air contenu dans cette chambre, bien homogénéisé par la ventilation. L'homogénéité de l'air dans la chambre a été vérifiée en plaçant un orifice de sortie en tuyau souple en divers points de cette chambre. En absence de ventilation, par contre, il existe des gradients de concentration de CO_2 et de vapeur d'eau considérables au sein de la chambre et il est très difficile de définir une valeur des concentrations du CO_2 et de la vapeur d'eau caractéristique de l'air de la chambre. La ventilation permet, en outre, de réduire la valeur de la résistance de l'air r_a.

L'entrée de l'air se fait par le tube (10) et la sortie par le tube (11).

Les fils d'alimentation des deux ventilateurs et ceux conduisant aux cinq thermocouples placés dans les feuilles, traversent la paroi de la chambre en (14).

3. 23. *Le circuit de mesure.*

Le circuit de mesure réalisé au laboratoire apparaît figure 5.

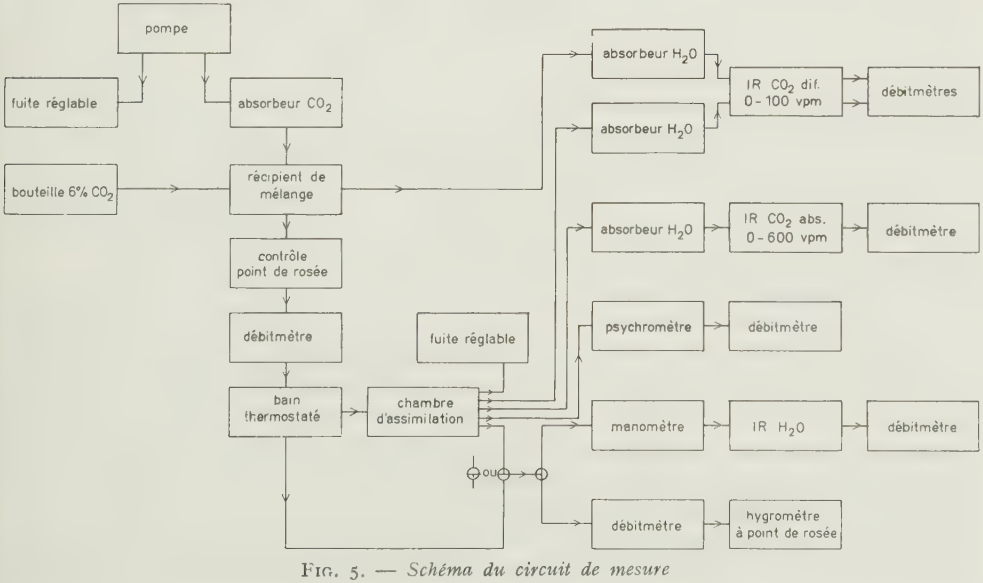


FIG. 5. — *Schéma du circuit de mesure*

En tête du circuit une pompe (Piot et Tirouflet, type CM 1 500) assure un débit d'air compris entre 200 et 210 l/h (une fuite réglable permet d'ajuster ce débit).

Le gaz carbonique de l'air aspiré par la pompe est absorbé par de la chaux sodée placée dans deux récipients d'un demi-litre disposés en parallèle. Une faible quantité d'air contenant 6 p. 100 de CO_2 et provenant d'une bouteille est ensuite mélangé (vase de mélange) avec cet air sans CO_2 afin de fournir une concentration en CO_2 constante (égale à 370 v.p.m. environ), dans l'air entrant dans la chambre d'assimilation. Cette concentration est facilement modifiable grâce à un changement de débit de l'air riche en CO_2 provenant de la bouteille (la précision serait néanmoins faible si l'on désirait obtenir des valeurs de concentration en CO_2 fixées à l'avance).

Le stade suivant consiste à fixer la concentration en vapeur d'eau de l'air entrant dans la chambre d'assimilation ou, si l'on préfère, la température du point de rosée de cet air. Ceci est réalisé grâce à un bain maintenu à la température du point de rosée dans lequel sont placées quatre bouteilles d'un demi-litre pleines d'eau (2 en série selon deux circuits parallèles) ; l'air circule depuis la base des bouteilles, traverse une plaque frittée puis barbote dans l'eau contenue dans chacune des bouteilles. A la sortie du bain, l'air a une concentration en vapeur d'eau égale à la concentration saturante à la température du bain. Il s'agit là d'une des grandeurs à mesurer (*Température du point de rosée avant la chambre*).

Le débit est ensuite mesuré à l'aide d'un débitmètre (Krone, type DK 27/N). Puis la température de l'air est portée à celle du bain dans lequel la chambre est plongée, grâce à un serpentin. L'air qui entre dans la chambre d'assimilation a donc une concentration en vapeur d'eau fixée et connue et une concentration en gaz carbonique maintenue constante. A la sortie de la chambre d'assimilation, l'air généralement appauvri en gaz carbonique (assimilation nette positive) et enrichi en vapeur d'eau (transpiration) est dirigé (de haut en bas sur la figure 5) :

— vers le tube de référence d'un analyseur différentiel infrarouge de CO_2 dont la gamme est de 0-100 v.p.m. (Schlumberger, type Onera) ; l'autre tube est alimenté par de l'air n'ayant pas traversé la chambre (passage direct du vase de mélange à l'analyseur) ; cet appareil mesure directement *la différence de concentration en CO_2 dans l'air avant et après la chambre* ; des récipients remplis de chlorure de calcium puis d'acide sulfurique déshydratent l'air à analyser ; un débitmètre indique que la quantité d'air qui traverse l'appareil est compatible avec sa bonne marche ;

— vers le tube d'analyse d'un analyseur absolu infrarouge de CO_2 dont la gamme est de 0-600 v.p.m. (Maihak type Unor 2) ; cet appareil mesure *la concentration absolue de CO_2 après la chambre d'assimilation* ; il est entouré des mêmes appareils annexes que le précédent ;

— à travers un psychromètre à thermocouple réalisé d'après Bierhuizen et Slatyer (1964) ; un débitmètre permet de vérifier que la vitesse de l'air sur le thermocouple entouré d'une gaze maintenue humide (thermomètre mouillé) est bien constante ; la température du thermomètre mouillé est seule mesurée, la température du thermomètre sec est celle du bain thermostaté dans lequel le psychromètre est plongé (le même que celui de la chambre d'assimilation) ; c'est une première mesure de la *température du point de rosée après la chambre d'assimilation* (elle est moins sensible que les deux méthodes suivantes) ;

— vers le tube de mesure d'un analyseur absolu infra-rouge de vapeur d'eau (Schlumberger, type Onera) ; un manomètre et un débitmètre permettent de bien

préciser les conditions de fonctionnement de l'appareil ; c'est une seconde mesure de *la température du point de rosée après la chambre d'assimilation* (elle est très sensible, mais demande un contrôle fréquent de l'étalonnage de l'appareil) ;

— vers un analyseur à point de rosée (Aqmel) ; l'appareil délivre directement *la température du point de rosée de l'air après la chambre* (troisième mesure) ; c'est un appareil un peu moins sensible que le précédent mais qui présente l'avantage de ne pas avoir à être étalonné, seul un contrôle de son bon fonctionnement doit être fait de temps à autre ; un débitmètre indique si les conditions de fonctionnement sont correctes.

L'emploi de différentes méthodes de détermination de la température du point de rosée, dû aux difficultés que l'on a à obtenir une mesure correcte de cette grandeur, permet un contrôle mutuel des valeurs obtenues.

Les débits d'air sont ajustés pour chaque appareil à la valeur requise pour son bon fonctionnement et l'excédent s'échappe par une fuite contrôlée à la sortie de la chambre d'assimilation (fig. 5).

Enfin, un circuit évitant la chambre d'assimilation (bas de la figure 5) permet d'envoyer, à la fois sur l'analyseur infrarouge de vapeur d'eau et sur l'analyseur à point de rosée, de l'air issu du bain de réglage du point de rosée et de contrôler ainsi, de temps à autre, au cours d'une expérience, *la température du point de rosée de l'air avant la chambre.*

Les tubes reliant les différents éléments du circuit sont en cuivre (diamètre intérieur 4 mm) ; sur une courte distance, au voisinage des appareils, les tubes en cuivre sont remplacés par de petites longueurs de tubes en plastique aux silicones.

3. 24. *L'éclairage.*

L'éclairage est assuré par une lampe à vapeur de mercure à haute pression avec un bulbe fluorescent (Mazda MAF 1 000 W). La lampe est située dans un réflecteur et le faisceau lumineux est de plus dirigé sur la chambre d'assimilation grâce à un cylindre (hauteur 20 cm) de papier argenté, fripé lors du montage, placé juste sous le réflecteur.

La variation de l'éclairement est provoquée par la modification de la distance entre la lampe et la chambre d'assimilation. Les valeurs les plus faibles de l'éclairement sont obtenues en plaçant la lampe le plus loin possible de la chambre d'assimilation et en ajoutant des « filtres neutres » (grilles plastiques noires) pour réduire encore cet éclairement.

Les éclairements sont mesurés à l'aide d'un pyranomètre (Kipp et Zonen) placé dans la chambre d'assimilation. La composition spectrale de cette source est donnée figure 6 (115 W m^{-2} correspond à 20 000 lux). On notera que la composition spectrale ne correspond pas à celle de la lumière naturelle et n'est pas très favorable à la photosynthèse (faiblesse des composantes rouges).

3. 25. *Les mesures de température des feuilles.*

La température moyenne des feuilles est mesurée à l'aide de 5 thermocouples fins (fils de chromel et de constantan de 0,08 mm de diamètre, soudés à l'argent). La soudure obtenue se présente sous forme d'une petite aiguille ayant 1 ou 2 mm de longueur et 0,2 mm de diamètre environ. Un tel thermocouple (fabriqué au laboratoire) délivre environ 60 μV par degré d'écart entre la soudure froide (placée dans un

mélange d'eau et de glace) et la soudure chaude (piquée dans la feuille). L'installation du thermocouple dans la feuille se fait par piquage à la face inférieure de cette feuille, à l'emplacement d'une petite nervure ; l'épaisseur de la feuille est trop faible pour que le thermocouple puisse être piqué dans le limbe, ce qui serait souhaitable compte tenu des hétérogénéités probables de température au sein d'une même feuille (Perrier, 1968 et 1970).

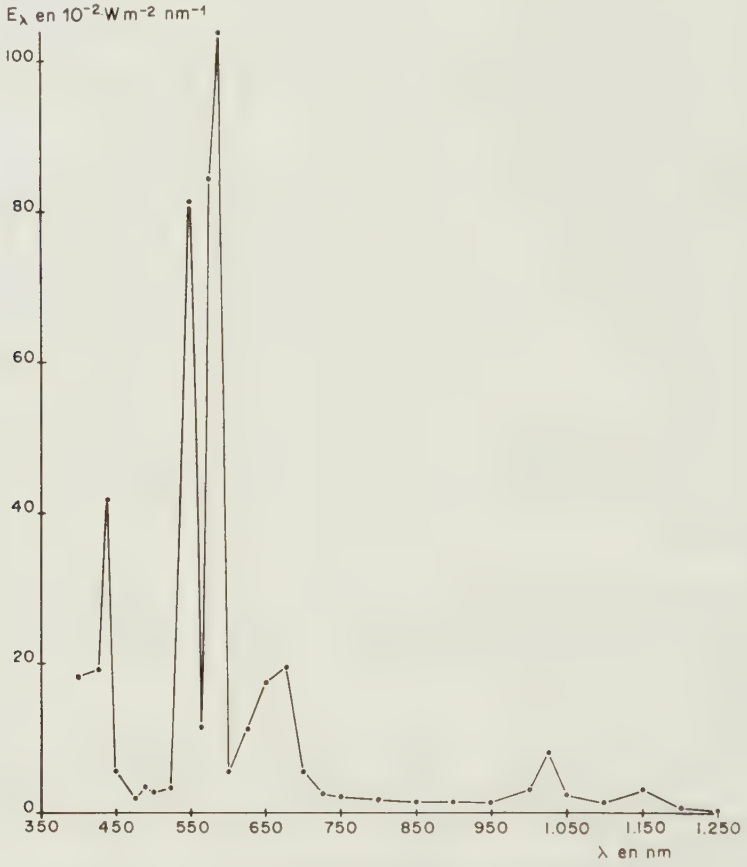


Fig. 6. — *Composition spectrale de l'énergie incidente*
La source est une lampe à vapeur de mercure à haute pression avec un bulbe fluorescent (Mazda, Maf, 1 000 W)
(Résultat fourni par Varlet-Grancher)

3. 26. *Les autres déterminations.*

La mesure de la *surface des feuilles* se fait par décalquage de la feuille végétale sur une feuille de papier puis par planimétrie du dessin obtenu. On ne tiendra compte que de la surface d'une seule face de la feuille. Une surface de 1 cm² de feuille ainsi définie a donc une surface d'échange de 2 cm² (1 cm² pour la face supérieure, 1 cm² pour la face inférieure).

D'autres informations ont été recueillies pour quelques plantes afin de mieux préciser les caractéristiques des feuilles étudiées (tabl. 1) :

— la densité de matière sèche (quantité de matière sèche par unité de surface) ;

— les concentrations en chlorophylle *a* et *b* rapportées à l'unité de surface (grâce à la collaboration de nos collègues du laboratoire de photophysiologie de l'I. N. R. A.).

3. 3. — *Les résultats expérimentaux*

Les résultats expérimentaux retenus sont relatifs à 10 plantes.

En effet, comme il est indiqué paragraphe 3. 21, une expérience réussie suppose que toutes les grandeurs citées aient été mesurées à la fois pour chaque valeur de l'éclairement et pour une même plante. De telles conditions n'ont pu être obtenue que pour 10 parmi les plantes étudiées. Toutefois pour des problèmes particuliers (mesure du rendement lumineux maximal, variation de la résistance stomatique avec l'éclairement) les résultats d'un nombre plus important de plantes ont été exploités.

Les tableaux 1 et 2 fournissent les données nécessaires aux différentes analyses. La précision des mesures apparaît sur la première ligne du tableau 2 et aux renvois situés au bas de ce tableau.

TABLEAU I

N° plante	Surface simple des 2 feuilles (cm^2)	Mat. sèche par unité de surface ($mg\ cm^{-2}$)	Chlorophylle *a* ($mg\ dm^{-2}$)	Chlorophylle *b* ($mg\ dm^{-2}$)	Respiration à l'obscurité ($10^{-9} kg\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)
1	111,0	40,4			52
2	119,3	37,1			95
3	147,2	31,8			41,4
4	145,8	29,7	2,27	1,12	63
5	141,8	24,0			40
6	94,5	27,3	2,37	1,16	75
7	96,7	31,0			72
8	125,8				77
9	135,5		2,34	0,87	77
10	141,6				63

3. 31. *Relation entre l'assimilation nette et l'éclairement.*

La relation classique entre l'assimilation nette et l'éclairement est représentée sur la figure 7, relative à la plante n° 9 (tabl. 1, 2, 3) prise à titre d'exemple.

Pour les faibles valeurs de l'éclairement $E < 25\ W\ m^{-2}$, on a parfois observé que les points expérimentaux étaient au-dessus de la droite que l'on obtient en extrapolant la partie linéaire de la courbe au voisinage des éclairements nuls. Ce résultat doit être interprété avec prudence car en fait les valeurs dépendent beaucoup de l'ordre dans lequel on choisit de faire les mesures. C'est ainsi que pour une plantule mise dans la chambre directement après une longue période d'obscurité, il est recommandé de la soumettre à un éclairement de 100 $W\ m^{-2}$ pendant une demi-heure avant de commencer l'expérience. Le CO_2 accumulé dans les espaces intercellulaires pendant la nuit est ainsi éliminé.

TABLEAU 2

Données expérimentales relatives à la plante n° 9

$E_{Wm^{-2}}$	C (vpm)	Δ CO^2 (vpm)	N (10^{-9}kg CO_2 $m^{-2}s^{-1}$)	T Feuille	T_R Sortie	T_R Entrée	T′ (10^{-8} kg H_2O m^{-2} s^{-1})
Erreur relative en %				Erreur absolue en °C			
4 %	4 %	14 % *	20 % **	0,3°C ***	0,2°C	0,3°C ****	
24,6	386	7	51	24,1	14,2	4,6	2,30
50	366	25	181	24,2	17,2	4,6	3,30
99,2	329	59	431	24,8	19,7	4,7	4,25
125	312	71	519	25,3	20,5	4,7	4,57
148,5	304	76	557	25,9	21,6	4,7	4,78
175	297	80	586	26,2	21,3	4,8	4,90
190	293	81	590	26,7	21,9	4,8	5,18
204	292	81,5	595	27,1	22,2	4,8	5,31
220	290	82	600	27,4	22,4	4,8	5,40

* Erreur due en grande partie à l'étalonnage de l'analyseur infra-rouge différentiel (0-100 vpm) à partir des bouteilles étalons (garanties à 2 p. 100 de la valeur nominale). Cette erreur est, pour l'essentiel, une erreur systématique : les mesures sont erronées, d'un même pourcentage, dans le même sens, pendant toute la durée d'utilisation d'une même bouteille d'étalonnage.

** L'erreur sur la mesure de la surface de la feuille est de 3 p. 100 environ et celle sur le débit est de 3 p. 100 également (relation 11 pour le calcul).

*** Erreur sur la moyenne de la température de chaque feuille due à l'hétérogénéité de température entre les différents points d'une même feuille.

**** Erreur plus grande à l'entrée car la mesure est discontinue et une certaine dérive est possible entre les mesures.

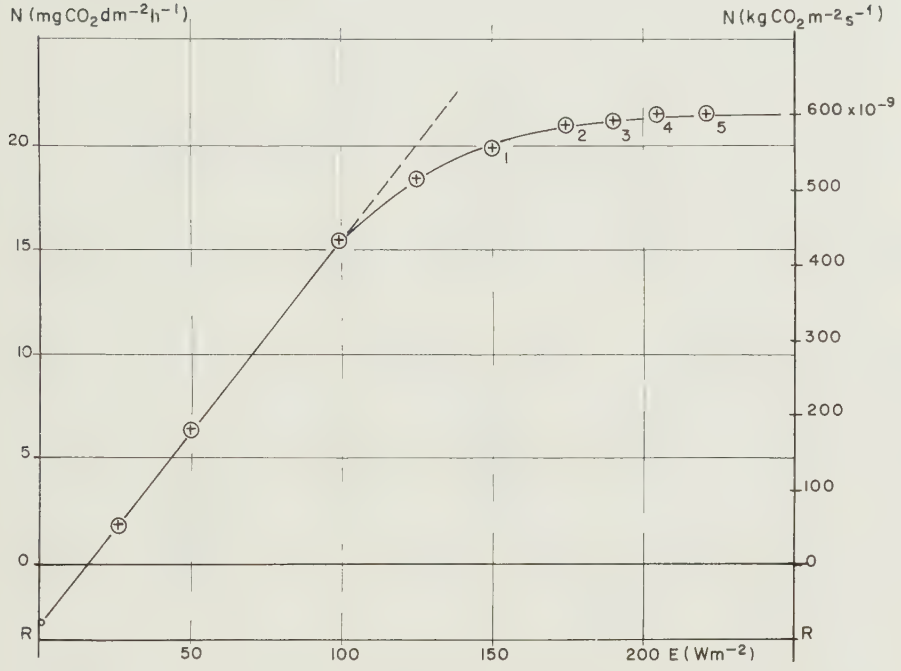


FIG. 7. — *Assimilation nette en fonction de l'éclairement*
Cas des deux premières feuilles d'une plantule de haricots âgée de 12 jours

FIG. 8. — *Température des feuilles en fonction de l'éclairement*
Cas des deux premières feuilles d'une plantule de haricot âgée de 12 jours
source lumineuse, lampe Mazda, 1 000 Watts

Par ailleurs, on a observé que la valeur de la respiration à l'obscurité par exemple, dépendait aussi des conditions d'éclairement juste avant la mesure, surtout lorsque l'on débute la série des mesures. Pour une plante par exemple, la respiration mesurée à l'obscurité était égale à :

37,5 10^{-9} kg m^{-2} s^{-1} après une nuit d'éclairement, et à :

54,5 10^{-9} kg $m^{-2}s^{-1}$ 90 minutes plus tard après une exposition à 8 W m^{-2} pendant 25 minutes, 14 W m^{-2} pendant 35 minutes et 25 W m^{-2} pendant 30 minutes.

Par ailleurs, il est inévitable que lorsque l'éclairement augmente la température de la feuille s'élève si l'on n'intervient pas. La variation de la température moyenne des feuilles des plantes étudiées en fonction de l'éclairement apparaît figure 8.

L'augmentation de 3,5°C observée, dans la gamme (23 à 27°C) ne doit pas affecter sensiblement l'assimilation nette (Gaastra, 1959). On pourrait maintenir constante la température des feuilles en abaissant la température du bain dans lequel la chambre d'assimilation est plongée, au fur et à mesure que l'éclairement augmente. Toutefois, cette opération est pratiquement impossible si l'on mesure simultanément l'assimilation nette et la transpiration. En effet, l'augmentation de l'éclairement se traduit par une transpiration accrue et de ce fait par une élévation de la température du point de rosée dans la chambre et dans les tuyauteries de sortie ; toute baisse de la température du bain rapprocherait dangereusement cette dernière de cette température du point de rosée et pourrait provoquer des condensations qui rendraient impossible une mesure de transpiration.

Enfin on notera que la concentration en gaz carbonique dans l'air, égale à celle mesurée à la sortie de la chambre, n'était pas maintenue constante pour toutes les valeurs de l'éclairement (tabl. 2) ; pour les valeurs supérieures à 125 W m^{-2}, la concentration en CO_2 est généralement comprise entre 290 et 310 vpm, par contre, pour les valeurs inférieures à 25 W, elle atteint 360 à 380 vpm. Il en est de même de la température de rosée dans l'air (T_R sortie tabl. 2).

3. 32. *Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse* α.

Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α, caractéristique de la phase photochimique, a été défini comme étant égal au nombre de kilogrammes de CO_2 fixé par joule d'énergie lumineuse incidente pour les faibles éclairements (inférieurs ou égaux à 100 W m^{-2} pour les plantes étudiées). Il peut s'exprimer également sous forme quantique (mole einstein [1]) ou en pourcentage de l'énergie incidente.

La valeur moyenne obtenue pour les 10 plantes étudiées est de 5,07 10^{-9} kg de CO_2 Joule [1]. Si l'on adopte les résultats de Gaastra (1959) concernant les propriétés optiques moyennes des feuilles en fonction de leur épaisseur et de la nature de la lampe, on obtient un rendement quantique, par rapport à la lumière absorbée, compris entre 25 et 30 einstein par mole de CO_2 fixé ou 6 à 7 p. 100 de l'énergie incidente. Cette valeur est relativement faible. On rapprochera cet ordre de grandeur de α de la concentration en chlorophylle mesurée pour quelques plantes de la série considérée (tabl. 1) et de la composition spectrale de la source (fig. 6).

Le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α est égal à la pente de la partie linéaire ascendante de la courbe donnant l'assimilation nette en fonction de l'éclairement (fig. 2 et 7). Après une série d'expériences préalables (fig. 9), trois

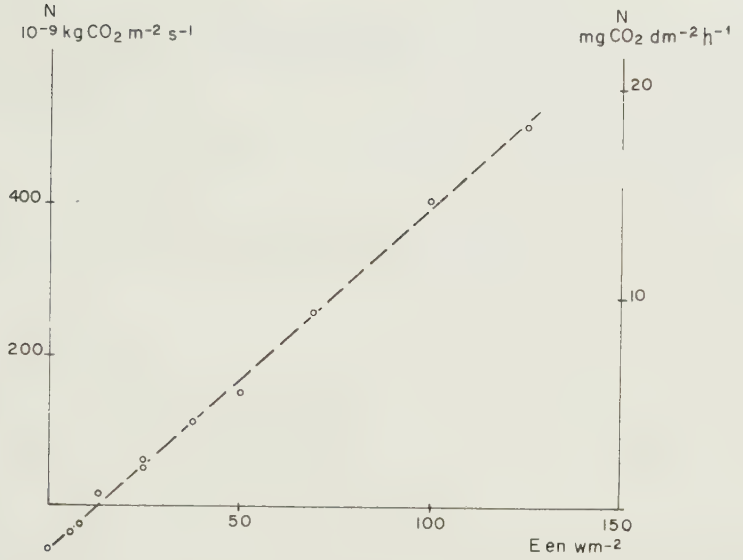


FIG. 9. — *Assimilation nette en fonction de l'éclairement pour les faibles valeurs de l'éclairement*
Exemple d'une étude particulière de cette partie de la courbe sur une plante donnée

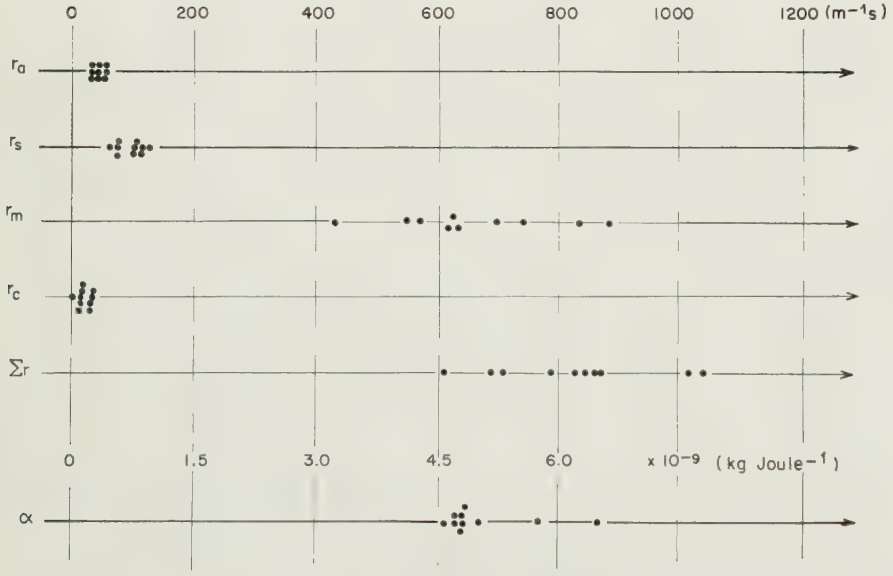


FIG. 10. — *Graphe des valeurs expérimentales obtenues pour les résistances r_a, r_s, r_m, r_c et pour le rendement lumineux maximal α*
Chaque point correspond à l'une des 10 plantes retenues (voir également tableau 3)
Les valeurs de r_s sont celles mesurées sous un éclairement égal à 200 W m^{-2}

TABLEAU 3

N° plante	α 10^{-9} kg joule^{-1}	$r_a + r_s$ (s m^{-1})	r_a (s m^{-1})	r_s (200 W m^{-2}) (s m^{-1})	r_m (s m^{-1})	r_c (s m^{-1})	$r_a + r_s + r_m + r_c$ (200 W m^{-2}) (s m^{-1})
1	5,75	158	49	109	438	16	612
2	6,45	105	47	58	555	31	691
3	4,65	98	32	66	575	36	709
4	4,65	153	53	100	703	12	868
5	4,80	130	58	72	625	35	790
6	4,82	145	37	108	885	14	1 044
7	4,52	181	44	137	634	17	832
8	4,79	176	39	137	839	17	1 022
9	5,08	189	66	123	629	29	847
10	4,83	115	37	78	744	4	863
Moyenne	5,07	145	46	99	663	21	839

points de mesure seulement se sont avérés nécessaires à cette détermination (autour de 25, 50 et 100 W m^{-2}).

Si l'on tient compte de l'imprécision sur (N + R) et de celle sur E, l'erreur relative sur α est, au cours d'une mesure, inférieure ou égale à 30 p. 100. La cause d'erreur la plus importante est celle sur (N + R) elle-même fonction, pour l'essentiel de l'incertitude sur l'étalonnage des analyseurs infrarouge de CO_2. On notera que plus de la moitié de l'erreur relative sur α, au moins, est une erreur systématique ; les résultats sont tous erronés d'un même pourcentage aussi longtemps que l'on conserve les mêmes bouteilles étalons.

Le tableau 3 et la figure 10 fournissent une indication de la variation de α entre les plantes étudiées (10 expériences y sont présentées).

3. 33. *La résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air, r_a.*

La détermination de la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air (Gaastra, 1959) se fait à partir de mesure d'évaporation de feuilles d'un papier buvard, ayant la forme et la surface de la feuille réelle, placée dans les mêmes conditions que cette dernière. Les mesures de température de la feuille buvard et de la concentration de l'air en vapeur d'eau sont également nécessaires.

Pour passer de la valeur de la résistance de l'air relative à la vapeur d'eau à celle relative au gaz carbonique, on appliquera la relation (13) valable en régime turbulent :

$$r_a = \left[\frac{D_{CO_2}}{D_{H_2O}} \right]^{\frac{2}{3}} r'_a = 1{,}37\, r'_a \qquad (13)$$

où r_a est la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air,

r'_a la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau dans l'air

D_{CO_2} le coefficient de diffusion moléculaire du CO_2 dans l'air (24 10^{-6} m^2 s^{-1} à 20°C)

D_{H_2O} le coefficient de diffusion moléculaire de la vapeur d'eau dans l'air (14 10^{-6} $m^2 s^{-1}$ à 20°C)

la valeur de l'exposant est donnée par l'étude des transferts de masse dans la couche limite, en régime turbulent (nombre de Schmidt).

La résistance r_a dépend théoriquement de la forme et de la surface de la feuille, de la rugosité de cette feuille, de la ventilation et des conditions de turbulence : on constatera que dans la gamme de surface utilisée (tabl. 1) compte tenu de la ventilation au centre de la chambre (environ 1 m s^{-1}, mesure faite à l'aide d'un anémomètre à fil chaud) et de la précision des mesures (de l'ordre de 20 p. 100 comme on le verra ci-dessous), les valeurs de r_a obtenues (tabl. 3) sont pratiquement indépendantes de la surface des feuilles. r_a dépend, par contre, fortement de la ventilation à l'intérieur de la chambre ; sans ventilation (vitesse de l'air inférieure à 15 cm s^{-1}) r_a est environ égal à 500 s m^{-1} ; avec ventilation (micromoteurs en marche, figure 4 n° 5, vitesse de l'air de l'ordre de 1 m s^{-1}), r_a est de l'ordre de 50 s m^{-1}. On insistera particulièrement sur ce point, car r_a est l'un des facteurs qui déterminent la valeur de la photosynthèse maximale (fig. 2). Dès lors, le simple fait de ne pas ventiler conduirait dans le cas du haricot, à une réduction systématique de l'assimilation nette maximale de l'ordre de 30 p. 100 et ceci pour des raisons strictement physiques.

La valeur moyenne de r_a obtenue pour les 10 plantes est de 46 s m^{-1}. La dispersion entre les plantes est indiquée dans le tableau 3 et sur la figure 10. La valeur de r_a est comparée à celle des autres résistances (fig. 10 et 11).

L'erreur relative sur r_a dépend surtout de la différence entre la température de la feuille de papier buvard et la température du point de rosée dans l'air (fig. 12). Si l'on choisit des conditions climatiques (rayonnement, température de l'air, humidité de l'air à l'entrée de la chambre), telles que l'écart soit supérieur à 3,5°C, l'erreur relative est alors inférieure à 20 p. 100.

3. 34. *La somme des résistances à la diffusion de la vapeur d'eau,* $(r'_a + r'_s)$.

La résistance totale à la diffusion de la vapeur d'eau est égale à la somme de :

— la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau dans l'air r'_a ;

— la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau à travers la cuticule et les stomates r'_s.

Pour la déterminer on utilise la relation (14) (Gaastra, 1959) :

$$T' = \frac{C'_s - C'_a}{r'_a + r'_s} \qquad (14)$$

où T' désigne la transpiration (kg H_2O m^{-2} s^{-1}).

C'_s la concentration de vapeur d'eau saturante à la température de la feuille (kg H_2O m^{-3}).

C'_a la concentration de vapeur d'eau dans l'air entourant la feuille (kg H_2O m^{-3}).

On passe de la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau à travers les stomates à celle du gaz carbonique à l'aide de l'égalité suivante et de la relation (15) :

$$r_s = 1{,}54\ r'_s$$

où r_s est la résistance à la diffusion du CO_2 à travers la cuticule et les stomates

r'_s la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau à travers la cuticule et les stomates.

La valeur du coefficient (1,54) est extraite d'un travail de Cowan et Milthorpe (1968) ; en toute rigueur il n'est applicable qu'au voisinage de l'ouverture complète des stomates et dans le cas du blé.

L'intérêt de considérer directement ces deux résistances réside dans le fait que les relations (9) (10) importantes dans le calcul des résistances dans le mésophylle r_m et à la carboxylation r_c, ne comportent ces deux termes r_a et r_s que sous la forme $(r_a + r_s)$. Les erreurs sur la somme sont plus faibles que celles sur chacun des termes du fait que cette dernière résulte essentiellement d'une mesure directe de transpiration.

La valeur moyenne de $(r_a + r_s)$ relative au gaz carbonique est de 145 s m^{-1} environ. Le tableau 3 et la figure 10 donnent une idée de la dispersion des résultats entre les 10 plantes.

L'erreur relative de la mesure sur $(r_a + r_s)$ pour le gaz carbonique est inférieure ou égale à 20 p. 100.

3. 35. *La résistance à la diffusion du gaz carbonique à travers la cuticule et les stomates,* r_s.

On peut définir une résistance stomatique r'_s à partir des mesures de la résistance à la diffusion dans l'air r'_a (§ 333) et de la somme des résistances à la diffusion de la vapeur d'eau (§ 334) à l'aide de la relation (15) :

$$r'_s = (r'_a + r'_s) - r'_a \qquad (15)$$

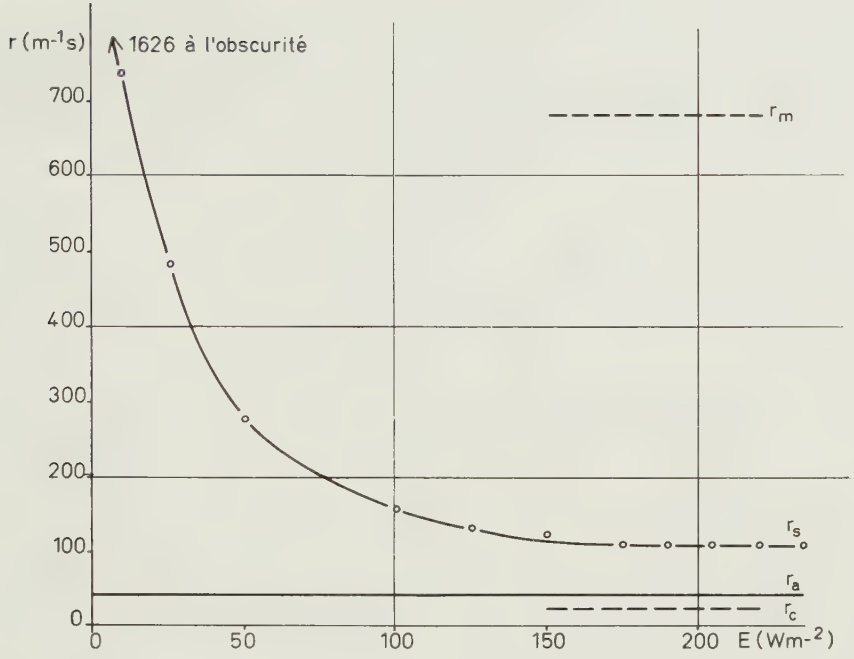


FIG. 11. — *Valeur moyenne de la résistance stomatique r_s et éclairement*
Les valeurs moyennes des résistances dans l'air r_a, dans le mésophylle r_m et à la carboxylation r_c, sont également indiquées (d'après CHARTIER, CHARTIER, ČATSKÝ, 1970)

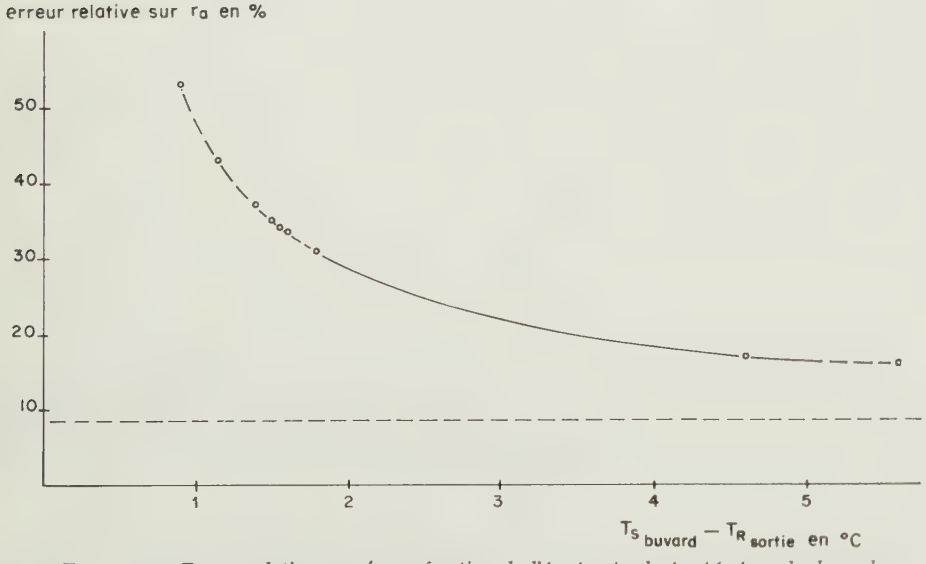


FIG. 12. — *Erreur relative sur r'_a en fonction de l'écart entre la température du buvard et la température du point de rosée de l'air à la sortie*
La ligne horizontale en pointillé a une ordonnée à l'origine qui est égale à l'erreur due à la mesure de l'évaporation

Toutefois, une telle démarche ne fournit pas la valeur exacte de la résistance stomatique (Raschke, 1958 ; Moreshet, Koller, Stanhill, 1968), car la diffusion du CO_2 ou de la vapeur d'eau se fait, en général, par les deux faces à la fois. Dans ce cas, en effet, la somme des résistances $(r_a + r_s)$ correspond à un système de quatre résistances placées en deux circuits parallèles ; il vient alors :

$$r_a + r_s = \frac{(r_{as} + r_{ss}) \quad (r_{ai} + r_{si})}{(r_{as} + r_{ss}) + (r_{ai} + r_{si})} \tag{16}$$

$$r_a = \frac{r_{as}\, r_{ai}}{r_{as} + r_{ai}} \tag{17}$$

$$r_s = \frac{r_{ss}\, r_{si}}{r_{ss} + r_{si}} \tag{18}$$

où r_a, r_s sont les résistances équivalentes à la diffusion du CO_2 ;

r_{as}, la résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air, de la face supérieure (indice s) ;

r_{ss}, la résistance à la diffusion du CO_2 à travers la cuticule et les stomates, de la face supérieure (indice s) ;

r_{ai} et r_{si} les mêmes pour la face inférieure (indice i).

La relation (18) fournit une expression correcte de la résistance stomatique r_s si l'on connaît les résistances des deux faces séparément (Djavanchir, 1970). Avec les plantules de haricot considérées, il vient, en moyenne pour une énergie lumineuse égale à 130 W m^{-2}.

$r_{ss} = 2\,000$ s m^{-1}

$r_{si} = 100$ s m^{-1}

soit d'après (18) $r_s = 95$ s m^{-1}.

Si l'on applique la relation (15) compte tenu de (16, 17), il vient au lieu de la relation (18) :

$$r_s = \frac{r_{ss}\, r_{si} + r_a\, (r_{ss} + r_{si})}{r_{ss} + r_{si} + 4\, r_a} \tag{19}$$

La valeur de r_s est alors une fonction de r_{ss}, de r_{si}, comme il est normal (relation (18)), mais aussi de r_a.

Pour le haricot, en reprenant les valeurs précédentes pour r_{ss} et r_{si}, et pour une valeur de r_a égale à 40 s m^{-1}, il vient :

$$r_s = 126 \text{ s } m^{-1}$$

Cette valeur correspond bien à celle mesurée directement pour un tel éclairement (fig. 11).

L'écart entre les deux valeurs (95 et 126 s m^{-1}), égal à environ 30 p. 100, est important. Il est malheureusement impossible de séparer les résistances des faces supérieures et inférieures avec la chambre utilisée. C'est pourquoi on a utilisé la relation classique (15) dans ce travail, malgré ses limites, d'autant plus que dans le calcul des autres résistances, cette erreur disparaît en grande partie, puisque seule la somme $(r_a + r_s)$ intervient.

La résistance « stomatique » r_s dépend beaucoup de l'éclairement, la figure 11 indique pour une plante la variation de r_s en fonction de l'énergie incidente. On notera que l'ouverture photique est encore sensible à 115 W m^{-2} (environ 20 000 lux avec la lampe utilisée). La valeur des autres résistances est également indiquée sur la

figure 8. La fluctuation des valeurs de r_s entre les plantes, (pour un éclairement égal à 200 W m^{-2}) apparaît sur la figure 10 et le tableau 3.

L'erreur relative sur la mesure de r_s, définie par la relation 15 c'est-à-dire compte non tenu de l'erreur de raisonnement signalée, est inférieure ou égale à 28 p. 100.

3. 36. *La résistance à la diffusion dans le mésophylle r_m et la résistance à la carboxylation r_c.*

Il est souhaitable de repréciser tout d'abord les définitions de r_m et de r_c.

La résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle r_m rend compte des obstacles au transfert du gaz carbonique en phase liquide (sous forme de CO_2 dissous, HCO_3^-, CO_2^{2-}, H_2CO_3) depuis la surface extérieure des cellules en contact avec l'atmosphère interne de la feuille jusqu'aux sites de carboxylation au sein des chloroplastes. La résistance dans le mésophylle r_m dépend donc :

— du nombre et de la taille des cellules qui dépendent en particulier de l'épaisseur de la feuille ;

— du degré de cohésion entre les cellules voisines ;

— du degré d'hydratation de la feuille ; si des films d'eau apparaissent dans les méats intercellulaires, la borne à partir de laquelle r_m est définie n'est plus la surface des cellules, mais celle des lames d'eau qui peuvent apparaître dans la feuille ;

— de la perméabilité des membranes cellulaires ;

— de la position des chloroplastes par rapport à la paroi de la cellule (en tenant compte des mouvements éventuels) ;

— des caractéristiques physico chimiques du cytoplasme ; par exemple, si le pH passe de 5 à 8, on constate que la proportion de molécules de gaz carbonique sous forme de CO_2 dissous et de HCO_3^- passe de 96 p. 100 à 2 p. 100 pour les premières et de 4 p. 100 à 97 p. 100 pour les secondes (Jarvis, 1970), une telle variation doit probablement se faire sentir au niveau des transferts ;

— de la structure du chloroplaste et d'une manière plus précise du nombre et des positions des sites de carboxylation, de l'importance et de la nature des obstacles que peuvent présenter les structures internes (lamelles, disques granaires, etc..) de la nature et des propriétés du stroma.

La structure du chloroplaste joue peut-être un rôle décisif dans la détermination de la résistance dans le mésophylle r_m. On peut rapprocher cette hypothèse des résultats de Mousseau (1967) (tabl. 4) concernant le plus faible développement du système lamellaire et le plus petit nombre de disques granaires par granum, associés avec une assimilation nette plus élevée pour des plantes de lumière de *Teucrium scorodonia* que pour des plantes d'ombre.

La résistance à la carboxylation r_c n'a, d'une résistance à la diffusion, que l'équation aux dimensions ; c'est en fait (Chartier, 1966 *b* et *c*) une grandeur qui est inversement proportionnelle à la constante de vitesse des réactions de carboxylation et à la concentration totale en accepteur de CO_2 sous forme carboxylée et non carboxylée. La résistance à la carboxylation r_c caractérise la cinétique de la réaction de carboxylation uniquement. En régime permanent, la vitesse de la première réaction est égale à celles des réactions qui suivent ; avec une telle hypothèse, un freinage de quelque nature que ce soit, en un point quelconque du cycle, doit donc se répercuter sur la première réaction. C'est pourquoi r_c traduit, dans le modèle proposé, l'effet des freinages de nature biochimique dus notamment aux faibles températures et aux condi-

TABLEAU 4

Influence de la pleine lumière E_0 et de l'ombre 0,2 E_0 sur certaines caractéristiques structurales de Teucrium scorodonia (d'après MOUSSEAU, 1967)

Accomodat	Chlorophylle (mg dm^{-2})	Poids spécifique (g dm^{-2})	Épaisseur de la feuille Valeurs relatives		Nombre de chloroplastes par dm^{-2}			État du système lamellaire	Nbre de disques granaires par granum Val. relatives
			Tissu palissadique	Tissu lacuneux	Tissu palissadique	Tissu lacuneux	Total		
Ombre	2,99	0,219	1	1	12,5 10^8	14 10^8	26,5 10^8	Développé	1
Lumière	2,99	0,551	2	2	27 10^8	19 10^8	46 10^8	Sommaire	0,5

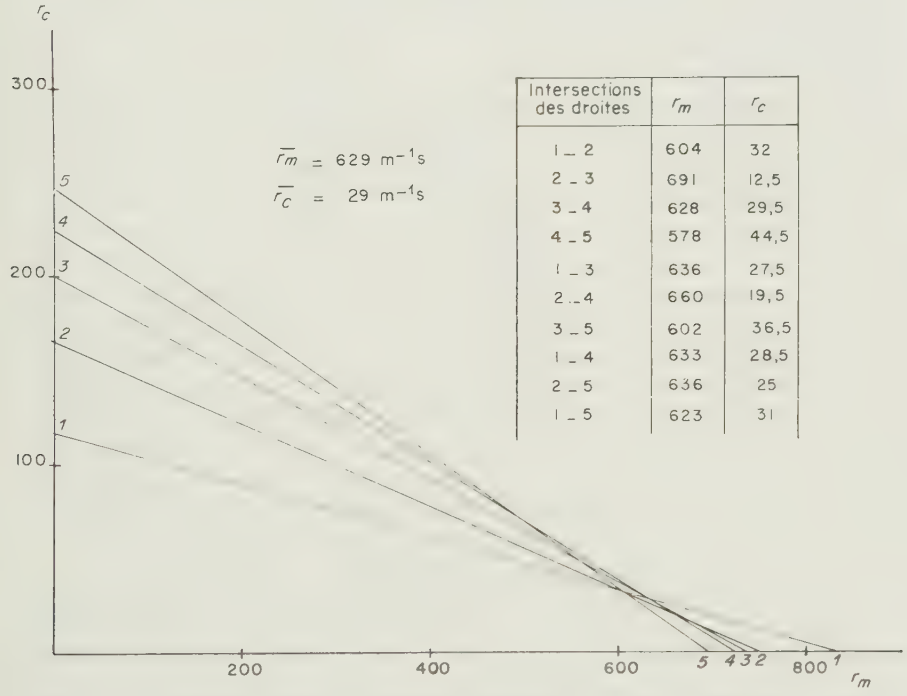
tions physiologiques défavorables (âge, etc.). Si la valeur de la résistance à la carboxylation r_c est faible, cela signifie que les cycles biochimiques sont susceptibles de tourner à une vitesse supérieure à celle imposée par d'autres facteurs limitants.

Ainsi qu'il a été indiqué précédemment la résistance à la diffusion dans le mésophylle r_m et la résistance à la carboxylation r_c sont déterminées simultanément. Rappelons, en outre, qu'à ce stade de la présentation des résultats, on a en fait admis les hypothèses suivantes :

— la respiration à la lumière est égale à la respiration à l'obscurité (obtenue par extrapolation de la partie linéaire de la courbe de la figure 7).

— la totalité du CO_2 d'origine respiratoire se mélange avec celui venant de l'air extérieur au niveau des sites de carboxylation (fig. 1).

La figure 13 (analogue à la figure 3) permet de résoudre le système d'équation (8) relatif à la plante considérée. Le numéro de chaque droite (fig. 13) correspond au point expérimental portant le même numéro figure 7. Le tableau inclus dans la figure 13 fournit la liste des différentes solutions possibles pour r_m et r_c.



Intersections des droites	r_m	r_c
1 _ 2	604	32
2 _ 3	691	12,5
3 _ 4	628	29,5
4 _ 5	578	44,5
1 _ 3	636	27,5
2 _ 4	660	19,5
3 _ 5	602	36,5
1 _ 4	633	28,5
2 _ 5	636	25
1 _ 5	623	31

FIG. 13. — *Résolution graphique du système d'équations* (8) *en vue de déterminer* r_m *et* r_c *pour une plantule de haricot*

La figure 13 est à rapprocher de la figure 3. Cas de la plantule dont la courbe donnant l'assimilation nette en fonction de l'éclairement est indiquée fig. 7. Le tableau indique les couples de valeurs (r_m, r_c) correspondant à chaque intersection des droites prises deux à deux.

La valeur moyenne de la résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle ainsi calculée est de 629 s m^{-1}. La valeur moyenne de la résistance à la carboxylation est de 29 s m^{-1}. Le tableau 3 et la figure 10 fournissent une indication de la fluctuation de ces valeurs entre les 10 plantes retenues.

La valeur de la résistance à la diffusion du CO_2 dans le mésophylle est ainsi, dans le cas des plantules de haricot étudiées, trente fois supérieure à la résistance à la carboxylation caractéristique de la phase biochimique. Ce résultat doit, jusqu'à plus ample information, rester strictement limité à cet exemple. Il indique comme on l'a vu ci-dessus que les réactions biochimiques sont susceptibles de fonctionner à un rythme plus élevé que celui imposé par les possibilités de transferts de CO_2 jusqu'aux sites de carboxylation.

Il y a une apparente contradiction entre la faible valeur de la résistance à la carboxylation ainsi trouvée et les résultats expérimentaux de Björkman (1968 *a*, *b*) et ceux de Wareing, Khalifa et Treharne (1968). Le premier a montré qu'il existait une corrélation satisfaisante entre l'assimilation nette maximale et l'activité de la carboxydismutase. Wareing *et al.*, trouvaient une corrélation entre l'assimilation nette maximale et la concentration en enzymes de carboxylation.

A partir de ces corrélations, ces auteurs ont conclu que la carboxylation était un facteur limitant essentiel de la photosynthèse.

On notera tout d'abord que les expériences citées n'étant pas faites avec le même matériel végétal que le nôtre, les deux conclusions peuvent refléter des réalités effectivement différentes.

S'il n'en était pas ainsi, les critiques que l'on peut porter au modèle proposé (§ 4) peuvent suffire à considérer comme non valable le résultat trouvé par l'auteur et à conserver, par contre, ceux de Björkman et de Wareing *et al.*

Une dernière possibilité enfin consiste à se demander si la corrélation trouvée traduit bien une relation de cause à effet entre l'activité ou la concentration en enzymes de carboxylation et l'assimilation nette maximale. A titre d'exemple, on peut émettre l'hypothèse suivante : l'augmentation de la concentration en enzymes de carboxylation est accompagnée d'une augmentation du nombre de chloroplastes (voir Woolhouse, 1967) et par conséquent d'une réduction de la valeur de la résistance dans le mésophylle r_m. En effet, l'augmentation du nombre de sites de carboxylation ou du nombre de chloroplastes se traduit par une augmentation du nombre de terminaisons des circuits de diffusion, ce qui revient à placer un plus grand nombre de résistances en parallèle et à diminuer de ce fait la valeur de la résistance équivalente que l'on définit comme étant la résistance dans le mésophylle r_m. D'une façon générale l'existence de corrélation entre deux phénomènes indique simplement qu'ils appartiennent à un même ensemble de facteurs liés entre eux et absolument pas qu'il existe une relation directe de cause à effet entre l'un et l'autre.

Il faut enfin apprécier l'erreur due aux mesures proprement dites avant d'aborder la discussion des hypothèses. L'erreur relative sur les valeurs de b et de $\frac{b}{a}$ définis précédemment (relations (9) et (10) figures 3 et 13) est respectivement inférieure ou égale à 60 p. 100 pour b et à 30 p. 100 pour $\frac{b}{a}$ pour la gamme d'éclairement retenue (150 à 220 W m $^{-2}$). Ces deux erreurs relatives ne sont pas indépendantes. Si l'on suppose que la valeur de $\frac{b}{a}$ est exacte, l'erreur possible sur b n'est plus que de 30 p. 100. Par ailleurs, si l'on considère deux points expérimentaux d'une même série de mesures (points 1 à 5 de la figure 7), les erreurs ne sont pas indépendantes non plus ; les erreurs sur le rendement lumineux maximal de la photosynthèse α, la valeur de la respiration

R, la réponse de l'analyseur infrarouge, la surface de la feuille etc. sont identiques ou pratiquement identiques au cours d'une même expérience. C'est ainsi que, si l'on admet qu'une mesure est exacte, l'erreur relative sur les mesures suivantes est réduite à 18 p. 100 pour b et à 6 p. 100 pour $\frac{b}{a}$.

En tenant compte de ces différentes remarques, l'erreur relative sur r_c est inférieure ou égale à 100 p. 100 ($0 < r_c < 50$ s m^{-1}) et celle sur r_m est inférieure ou égale à 35 p. 100 (470 s m^{-1} $< r_m <$ 930 s m^{-1}). Soulignons que ces erreurs ne résultent que des mesures et ne comprennent pas les incertitudes liées aux hypothèses.

IV. — DISCUSSION DES HYPOTHÈSES

La réalité est évidemment beaucoup plus complexe que ne peut le prévoir un modèle. Toutefois, les simplifications sont plus ou moins abusives selon les cas. Auparavant, on rappellera qu'il faut surtout juger ces simplifications par les conséquences qu'elles peuvent avoir sur l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille beaucoup plus que par l'écart que présente telle ou telle partie du schéma avec les faits tels que l'on peut les appréhender à une échelle beaucoup plus fine (le domaine que recouvrent r_m et r_c par exemple, peut prêter à des critiques qui rendraient vaine toute tentative de schématisation au niveau de la feuille). On s'attachera à juger tout particulièrement l'effet des différentes hypothèses sur les détermination des résistances r_m et r_c. On a récapitulé les différentes hypothèses (tabl. 5).

TABLEAU 5

Récapitulation des hypothèses

1. Le régime permanent est établi (§ 41).
2. La respiration R à la lumière est égale à la respiration à l'obscurité ou à une fonction définie arbitrairement (§ 42).
3. La proportion n de CO_2 d'origine respiratoire dégagée dans les espaces intercellulaires est fixée arbitrairement (§ 42).
4. La forme de l'équation caractéristique des réactions biochimiques et photochimiques est celle d'une hyperbole équilatère (§ 43).
5. Il n'y a pas de limitation photique pour les éclairements élevés (palier des courbes — assimilation nette — éclairement) (§ 43).
6. La résistance en phase liquide r_m n'est pas un « transport actif » (§ 44).
7. La forme du profil lumineux au sein de la feuille est un facteur négligeable (§ 45).
8. Les valeurs de la résistance dans le mésophylle r_m et de la résistance à la carboxylation r_c ne varient pas dans la gamme d'éclairement considérée (§ 46).
9. La forme du profil de CO_2 au sein de la feuille est un facteur négligeable (§ 46).
10. La concentration en vapeur d'eau dans les espaces intercellulaires est égale à la concentration saturante en vapeur d'eau à la température de la feuille (§ 46).
11. Les échanges de gaz au travers de la face supérieure et la face inférieure de la feuille ne sont pas considérés séparément (§ 46).

4. 1. — *Le régime permanent*

La première critique concerne le sens qu'il faut donner à la notion de régime permanent dans un système où interviennent successivement un processus de diffusion en phase gazeuse puis en phase liquide et, enfin, des réactions biochimiques. L'attente d'un débit stable de CO_2 au niveau de l'épiderme n'est pas une indication

suffisante pour affirmer que le régime permanent est bien établi tout au long du circuit. Un certain nombre de restrictions doivent donc déjà être émises à ce stade indépendamment du fait de savoir si les conditions climatiques extérieures permettent l'établissement d'un tel régime. On admettra néanmoins que le régime permanent était bien atteint au cours des expériences décrites dans cet article.

4. 2. — *La respiration à la lumière*

La seconde critique concerne la respiration. Elle porte sur trois points :

— l'intensité de la respiration à la lumière (y compris la photorespiration) et la loi de variation de R avec l'éclairement ;

— la part de la respiration des parties ne photosynthétisant pas au sein de la feuille (A fig. 14) et celle des tissus chlorophylliens (B fig. 14) ;

— les sites où se font les mélanges des molécules de CO_2 venant de l'air extérieur et des molécules dégagées par la respiration (fig. 1 et 14).

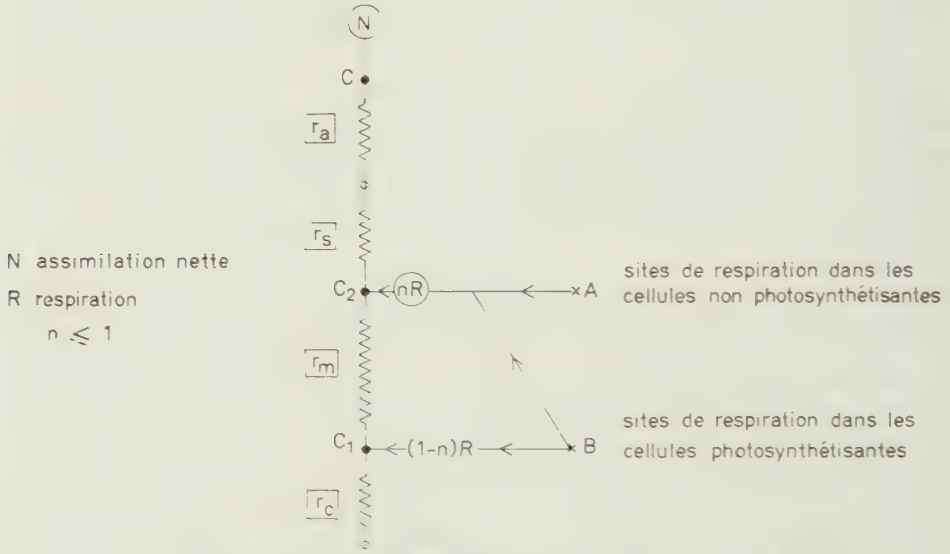


FIG. 14. — *Introduction du CO_2 d'origine respiratoire dans le processus de diffusion*

Sans information précise à ces sujets, on a choisi arbitrairement différentes solutions et vérifié leurs conséquences sur les valeurs de r_m et de r_c obtenues selon la méthode décrite dans le paragraphe 2. 3.

On notera de plus que l'effet d'une indétermination sur R peut également affecter la valeur du rendement lumineux maximal de la photosynthèse α si l'on admet que R varie avec l'éclairement.

La première solution consiste à supposer que la quantité de CO_2 dégagée par la respiration par unité de temps et par unité de surface de feuille est égale à R (on fera varier R ainsi qu'il est indiqué plus loin), puis à supposer que la respiration des tissus non chlorophylliens (A fig. 14) est négligeable devant celle des tissus chlorophylliens (B fig. 14) ; enfin à considérer que les sites de carboxylation dans les

chloroplastes sont les lieux où les molécules de CO_2 d'origine respiratoire entrent effectivement dans le courant de molécules de CO_2 venant de l'air extérieur ($n = 0$, fig. 14). Les équations sont alors celles du paragraphe 2. 2 (relations 2, 3, 6). Les différentes valeurs qui peuvent être attribuées à R pour tenir compte d'une probable photorespiration sont par exemple :

$R = R_{obscurite}$ (pas de photorespiration) ;

$R = pR_{obscurite}$ (photorespiration constante au-delà d'une valeur faible de l'éclairement).

$R = q\,(N + R_{obscurite})$ (respiration à la lumière variable avec l'éclairement parallèlement à la variation d'assimilation brute de CO_2).

On peut également supposer que :

$R = f(E)$ (respiration à la lumière variant avec E selon une relation inconnue).

Avec cette dernière hypothèse, il est évidemment impossible de prévoir l'effet de la respiration sur la détermination des résistances r_m et r_c et sur α. Dans les autres cas, par contre, en faisant varier R, ainsi qu'il vient d'être indiqué, il est possible de tester les conséquences d'une imprécision sur la valeur de la respiration à la lumière dans la détermination de r_m, r_c et α.

On modifiera ensuite l'hypothèse relative au lieu du mélange entre le CO_2 d'origine respiratoire et celui venant de l'air extérieur en supposant que la totalité du gaz carbonique d'origine respiratoire (issu ou non des tissus photosynthétisants) se mélange dans les méats intercellulaires avec les molécules de CO_2 venant de l'air extérieur ($n = 1$, fig. 14). La relation (3) est inchangée, tandis que la relation (2) doit être remplacée par :

$$N = \frac{C - C_2}{r_a + r_s} \tag{20}$$

$$N + R = \frac{C_2 - C_1}{r_m} \tag{21}$$

où C_2 est la concentration de CO_2 dans les méats intercellulaires. De la même façon que précédemment on peut affecter à R différentes valeurs pour tenir compte de la photorespiration et tester l'effet de ces modifications sur les valeurs de r_m et r_c.

Enfin, pour tenir compte du fait que la réalité peut se situer entre ces deux situations extrêmes, on traitera le cas où une partie $nR (n < 1)$ des molécules de CO_2 dégagée par la respiration se mélange au flux de CO_2 venant de l'air extérieur dans les méats intercellulaires et l'autre partie $(1 - n)R$ se mélange au niveau des sites de carboxylation (fig. 14). La relation (21) est alors remplacée par :

$$N + nR = \frac{C_2 - C_1}{r_m} \tag{22}$$

Les relations (2) et (20) restent toujours inchangées. Parmi les relations (9) et (10) utiles à la détermination de r_m et de r_c seule la relation (10) est modifiée et devient :

$$-\frac{b_i}{a_i} = \frac{C - N(r_a + r_s)}{N + nR} \tag{23}$$

Pour une expérience (plantule de haricot de 12 jours), le tableau 6 montre que si l'on considère que la respiration à la lumière est proportionnelle à l'éclairement, les ordres de grandeur des résistances r_m et r_c sont conservés ; il en est de même si l'on change la valeur de n (proportion du CO_2 d'origine respiratoire qui arrive dans les méats intercellulaires). Toutefois, il existe une variation notable de la valeur de α (de 4,96 à 6,61 10^{-9} kg de CO_2 par joule) dans le cas où la respiration à la lumière serait proportionnelle à l'éclairement. Au cas où il y aurait une éventuelle photorespiration importante (6 à 7 fois la respiration à l'obscurité dans la gamme d'éclairement utilisée), la probabilité de voir la totalité du CO_2 respiratoire se dégager dans les méats intercellulaires est si faible que l'on ne saurait retenir l'hypothèse en question ($n = 1$, au bas du tableau 6).

TABLEAU 6

Influence de la valeur de la respiration R et de la proportion de CO_2 d'origine respiratoire dégagée dans les espaces intercellulaires sur le calcul de r_m, r_c et α

(d'après CHARTIER, CHARTIER, CATSKY, 1970)

		r_m (s m^{-1})	r_c (s m^{-1})	α (10^{-9} kg CO_2 joule^{-1})
R obscurité	$n = 0$	682	23	4,96
	$n = 0,5$	643	23	
	$n = 1$	633	22	
$R^* = \left(\frac{N + R}{3}\right)$	$n = 0$	634	35	6,61
	$n = 0,5$	607	34	
	$n = 1$	Improbable		

La respiration R* est égale à 6 à 7 fois la respiration à l'obscurité dans la gamme 150 à 220 W m^{-2}.

En conclusion, l'incertitude sur la respiration introduit une erreur qui n'est pas suffisante pour rejeter la conclusion que la résistance dans le mésophylle r_m est bien supérieure à la résistance à la carboxylation r_c. Ceci n'est vrai que parce que r_c est plus petit que r_m. Dans le cas inverse, une incertitude sur la respiration rendrait la détermination de r_m et de r_c très difficile.

4. 3. — *La validité de l'équation* (3) *relative aux processus biochimiques et photochimiques*

L'équation (3) relative à l'ensemble des processus photochimiques et biochimiques est l'équation d'une hyperbole équilatère. Si une mesure à cette échelle pouvait être faite, il n'est pas certain que les points expérimentaux s'aligneraient sur une courbe de cette forme. Il faut, au passage, souligner la difficulté expérimentale qu'il y a à éliminer tous les processus de diffusion même dans les conditions les plus favorables (algues monocellulaires par exemple). Pour tester néanmoins le poids de la

relation (3) sur les valeurs calculées de r_m et de r_c, il est possible de lui donner la forme de l'équation d'une branche d'hyperbole non équilatère sous sa forme la plus générale :

$$-mP^2 + EP + \frac{C_1}{r_c} P - E \frac{C_1}{r_c} = 0 \qquad (24)$$

Si $m = 0$, l'équation (24) est identique à l'équation (3) ; la courbe représentative est une hyperbole équilatère.

Si $m = \pm 1$, l'équation (24) dégénère en deux droites (courbe type BLACKMAN).

Si m varie de -1 à $+1$ par exemple, les formes des branches d'hyperboles se modifient régulièrement.

En remplaçant l'équation (3) par l'équation (24), puis en combinant cette dernière avec la relation (2), on obtient une nouvelle équation générale (à la place de 6), à partir de laquelle on peut calculer r_m et r_c conformément à la méthode décrite paragraphe 2. 3. Il est ainsi possible d'apprécier l'effet d'une variation de la forme de l'équation (3) sur la détermination de r_m et de r_c.

Si l'on fait varier m (relation (24) dans le cas d'une plantule de haricot, on obtient les courbes de la figure 15 ($m = +1$ courbe A, $m = +0{,}8$ courbe B, $m = +0{,}5$

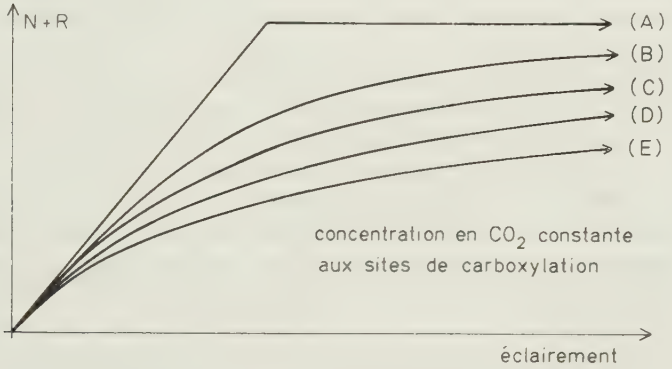


FIG. 15. — *Forme hypothétique des courbes reliant l'assimilation brute (N + R) en fonction de l'éclairement aux niveaux biochimiques et photochimiques*

(d'aprés CHARTIER, CHARTIER, ČATSKÝ, 1970)
La signification des symboles est indiquée dans le texte

TABLEAU 7

Courbe (fig. 15)	A	B	C	D	E
m	+ 1	+ 0,8	+ 0,5	0	— 1
r_m (m^{-1} s)	—	572	649	682	690
r_c (m^{-1} s)	—	118	48	23	12

courbe C, $m = 0$ courbe D, $m = -1$ courbe E). Les valeurs correspondantes de r_m et de r_c sont indiquées tableau 7. La courbe A ($m = 1$) du type courbe de BLACKMAN, ne permet pas de séparer r_m de r_c. Les variations des valeurs relatives des résistances r_m et r_c ne sont pas suffisantes (sauf peut-être pour la courbe B) pour modifier la conclusion générale concernant la plus grande valeur de la résistance dans le mésophylle.

Par ailleurs, dans l'établissement de la relation (3) on a admis que le niveau de saturation lumineuse correspondant aux processus photochimiques se produisait pour des éclairements bien supérieurs à ceux pour lesquels l'alimentation en CO_2 par diffusion puis les réactions sombres étaient limitants. Dans certains cas, il peut ne pas en être ainsi et la valeur maximale de la photosynthèse dépend alors partiellement de caractéristiques liées à la phase photochimique. L'équation (3) et par suite l'équation générale (6) sont alors considérablement modifiées. Le modèle doit être complètement revu dans cette dernière hypothèse.

4. 4. — *La diffusion dans le mésophylle est un transport actif*

On entendra par transport « actif » une diffusion qui n'obéit pas aux lois classiques de la diffusion selon lesquelles le corps considéré se déplace globalement dans le sens des gradients de potentiel ou de concentration décroissants et proportionnellement à la valeur de ces gradients. S'il n'en est pas ainsi, c'est parce qu'il y a une intervention considérable du milieu qui peut même dans certains cas fournir l'énergie nécessaire à un transport global de la zone à faible concentration vers la zone à forte concentration (à contre-gradient). Sans aller jusqu'à ce cas extrême, il n'est pas impossible que la diffusion du CO_2 à travers le mésophylle, donc en phase liquide, se fasse sous une forme telle que la résistance r_m ne soit pas constante lorsque la concentration absolue en CO_2 varie. En d'autres termes, un gradient de concentration en CO_2 de 100 vpm aux bornes de la résistance du mésophylle peut très bien s'accompagner d'une valeur différente de r_m si ce gradient est compris entre 400 et 300 vpm ou bien s'il est compris entre 300 et 200 vpm On expliquerait ainsi des anomalies considérables dans la valeur des résistances au voisinage du point de compensation pour le CO_2 (de 10 à 70 vpm) (MOSS, 1966 ; BRAVDO, 1967). Les valeurs trouvées sont alors dix fois supérieures à celles que l'on peut mesurer pour des concentrations normales. On veillera donc à faire les expériences en vue de calculer r_m et r_c avec des concentrations en CO_2 peu variables entre les points expérimentaux retenus pour les calculs de la résistance dans le mésophylle r_m. Ce qui était le cas lors des expériences sur les plantules de haricot. Dans le même ordre d'idées, les variations de perméabilité de certaines membranes avec l'éclairement peuvent également intervenir.

4. 5. — *L'éclairement au sein de la feuille n'est pas uniforme*

LAISK (1968, 1969) a étudié le rôle du profil d'éclairement au sein de la feuille. Le fait de négliger ce phénomène peut conduire à une erreur qui, dans certains cas, est importante. Toutefois, les calculs montrent que cette erreur va dans le sens d'une surestimation de la résistance à la carboxylation r_c. La conclusion générale concernant la faible valeur de r_c par rapport à r_m dans le cas du haricot, ne peut donc pas être modifiée par cette simplification.

4. 6. — *Autres hypothèses*

On a vu (§ 23) que pour calculer r_m et r_c, il fallait les supposer constants dans la gamme d'éclairement utilisé (150 à 220 W m $^{-2}$, fig. 7). Cette hypothèse est à peu près vérifiée. En effet, il suffit de considérer (fig. 7 et 13) que les couples de points expérimentaux 1-2, 2-3, 3-4, 4-5, fournissent (tabl. de la fig. 13) des couples de valeur de r_m et de r_c qui ne varient pas systématiquement dans le sens des éclairements croissants.

Par ailleurs, de même que l'éclairement n'est pas uniforme au sein d'une feuille, il est vraisemblable que la concentration en gaz carbonique, au voisinage des sites de carboxylation notamment, n'est pas constante en tout point de la feuille.

Enfin, rappelons que la détermination des résistances r_a et r_s et par conséquent le calcul de r_m et de r_c dépendent de certaines hypothèses liées à la diffusion de la vapeur d'eau. En particulier, on a admis que la tension de vapeur d'eau était saturante à l'endroit où le CO_2 passait de la phase gazeuse à la phase dissoute (parois de la cavité sous-stomatique ou des méats pleins d'air). C'est en effet une condition nécessaire au calcul de r_s. Lors de cette détermination on a vu également qu'il était difficile de séparer r_a de r_s (§ 335). Si l'on avait pu mesurer les flux de H_2O et de CO_2 à travers la face supérieure d'une part et à travers la face inférieure d'autre part, cette dernière restriction aurait disparu.

Un autre type de limitation tient à l'erreur relative faite sur chacune des mesures lors de l'étude expérimentale. Ces mesures n'étant que des données brutes à partir desquelles un certain nombre de calculs sont faits, il importe qu'au terme de ces calculs, les erreurs plus ou moins cumulées restent dans des limites acceptables. Il est donc nécessaire de faire un effort important pour augmenter les précision des mesures qui sont à l'origine des erreurs relatives les plus importantes : la technique d'étalonnage des analyseurs infrarouge à partir de deux bouteilles étalons est à revoir, la mesure de la concentration en vapeur d'eau dans l'air est à perfectionner, la mesure de la température moyenne des feuilles, en place, dans la chambre, doit être améliorée.

Enfin ce genre de tentative pour séparer la part des processus de diffusion dans la cellule de celle des processus biochimiques, pose un problème méthodologique important. On cherche en effet à expliquer des résultats obtenus à l'échelle de la feuille (assimilation nette) à partir de phénomènes plus élémentaires, d'échelle inférieure, et non pas d'analyser finement chacun de ces phénomènes.

En aucun cas cette étude ne permet d'approfondir ce que l'on sait de ces phénomènes élémentaires. C'est l'étude à leur niveau même qui permettra de progresser et qui modifiera ultérieurement la façon dont on les combinera dans des modèles de plus grande échelle.

V. — CONCLUSIONS

Parmi les questions que la présente étude a effleurée sans les avoir résolues, on attirera particulièrement l'attention sur l'importance des relations entre les structures cellulaires et les phénomènes de diffusion (résistance en phase liquide ou dans

le mésophylle r_m). Ce problème se relie directement aux études de migration à travers les membranes et aux recherches sur la localisation des réactions biochimiques dont les résultats devraient conduire à réviser complètement le modèle de l'assimilation nette de l'unité de surface de feuille.

Par ailleurs, l'analyse de l'assimilation nette de la feuille a permis de séparer les différents processus élémentaires impliqués dans le phénomène. Dans le cadre d'une étude expérimentale de l'assimilation nette de la culture toute entière, cette analyse sera très utile pour définir lors du placement de la feuille dans la chambre de mesure ce qui pourra être supposé constant et ce qui variera par rapport aux conditions extérieures. C'est ainsi, par exemple, que l'on peut admettre que pendant les premières heures suivant la mise en place, dans la chambre, d'une feuille bien alimentée en eau, les termes r_m, r_c et α ne seront pas modifiés. Il n'en sera pas de même des termes r_a et r_s qui varieront probablement, compte tenu de leur grande dépendance à l'égard des facteurs du milieu. Ce serait également le cas de α si la composition spectrale de la lampe était différente de celle de la lumière d'origine solaire. La mesure directe de r_a et de r_s sur la feuille en place s'impose donc et l'analyse théorique permettra de corriger les courbes d'assimilation nette obtenues en chambre d'assimilation pour les appliquer à une feuille en place.

Conclusions générales sur le rôle des modèles

La seconde partie de cette conclusion concerne un point de méthodologie à propos de l'utilisation des modèles en écologie. On se limitera au cas des modèles théoriques, bien que certains propos puissent concerner également d'autres types de modèles (analogie électrique ou hydraulique par exemple).

Dans les domaines de l'écologie, de la bioclimatologie ou de l'agronomie, le chercheur se trouve le plus souvent en face d'un système complexe de relations entre la plante et son milieu auquel il faut ajouter les interactions entre les différentes fonctions physiologiques d'une part et celles qui existent entre les caractéristiques physiques du milieu d'autre part.

La façon la plus classique d'aborder un problème dans ces conditions est de rechercher une corrélation expérimentale entre le facteur étudié et la fonction physiologique considérée. Cette recherche peut se faire en maintenant l'ensemble des autres facteurs à un niveau constant (conditions artificielles) ou bien en les laissant varier d'une façon identique dans tous les traitements (conditions naturelles). Deux types de résultats peuvent être ainsi obtenus. Tout d'abord, la corrélation trouvée est pratiquement toujours dans le même sens quelles que soient les conditions choisies (l'assimilation du CO_2 par une feuille croît toujours avec l'éclairement lorsque ce dernier est faible) ; le facteur physique étudié est alors fortement déterminant dans le processus physiologique considéré et le résultat a vraiment la force d'une loi. Les résultats du second type dont la fréquence augmente actuellement, car ceux du premier type sont de plus en plus connus à l'échelle macroscopique, concernent les facteurs du milieu qui jouent sur le phénomène dans un sens ou dans l'autre selon le niveau des autres facteurs. Les interactions entre ces derniers et la plante prennent alors beaucoup plus d'importance que la relation privilégiée entre tel facteur et telle fonction physiologique. L'interprétation des résultats expérimentaux n'est alors possible que si les valeurs prises par un certain nombre d'autres facteurs sont clai-

rement indiquées ; les critères de choix de cette liste de facteurs déterminent le plus souvent la qualité d'un travail et il faut bien reconnaître que le hasard ou la nature des instruments de mesures dont peut facilement disposer le chercheur sont trop souvent à l'origine de ce choix. C'est pour répondre précisément à cette question que le développement du modèle théorique, notamment de type opérationnel, est souhaitable.

Par ailleurs, on notera que l'établissement de corrélations qui ne s'appuient pas sur la connaissance de phénomènes physiologiques suffisamment précis pour les justifier peut conduire à des interprétations d'abord, puis à des interventions ensuite complètement erronnées. Pour qu'une interprétation soit correcte et prépare une intervention efficace, il faut encore qu'une corrélation traduise bien une liaison de cause à effet entre les phénomènes et non pas une relation indirecte par l'intermédiaire d'un facteur commun. La corrélation étroite, mise en évidence autrefois, entre le nombre de cigognes et celui des naissances, en Alsace, pendant la guerre de 14-18, nous semble bien ridicule et pourtant sommes-nous bien sûrs que des erreurs de cette taille ne soient pas possibles dans des problèmes qui sont souvent aux frontières de nos connaissances ? Les techniques d'intervention proposées peuvent être alors sans aucun rapport avec le phénomène ; du type de celle, par exemple, qui aurait consisté à repeupler l'Alsace en cigognes pour améliorer le taux des naissances. Une longue réflexion préalable, s'appuyant sur des résultats expérimentaux obtenus à l'échelle plus fine, les combinant ensuite dans des modèles, est de plus en plus nécessaire à une approche cohérente de ces problèmes.

Les modèles théoriques peuvent être classés en trois catégories selon leur utilisation : l'enseignement, la simulation, la recherche opérationnelle.

Les modèles pédagogiques doivent fournir une idée aussi claire que possible, donc nécessairement schématique, du sens des phénomènes et de l'importance des interactions. Ils permettent en outre de regrouper rationnellement un grand nombre de résultats expérimentaux plus ou moins disparates au départ. Par contre, ils ne sont pas directement utilisables pour préparer ou analyser une expérience précise. Les articles (Chartier, 1966 *a* et *c*) ont été conçus dans cet esprit.

La simulation à l'aide de modèles représentatifs de situations réelles se justifie particulièrement dans le cas où l'on veut prévoir ou préparer à l'avance telle ou telle décision. Par exemple, la simulation de l'assimilation nette d'une culture permet d'avoir une idée du poids respectif des facteurs qui interviennent dans le modèle, en donnant à chaque facteur la gamme de variation qu'on lui connaît dans la nature ; on apprécie la variation d'assimilation nette qui en résulte alors, compte tenu des valeurs prises par les autres facteurs. Une telle démarche permet de définir des priorités dans les études analytiques de l'assimilation nette par exemple. La qualité du résultat obtenu dépend de la nature et du nombre des hypothèses simplificatrices posées au départ, lesquelles doivent être clairement explicitées. L'importante étude de De Wit (1965) « *Photosynthesis of leaf canopies* » se range dans cette catégorie.

Le modèle opérationnel enfin, conçu pour préparer et analyser une expérimentation déterminée, permet dans un premier temps de définir un ensemble cohérent de grandeurs qui doivent être mesurées simultanément pour aboutir à tel ou tel objectif. Dans un second temps, il indique les opérations à faire subir aux différents résultats expérimentaux pour obtenir le résultat final recherché. Les modèles définis dans les deux articles de la série « *Assimilation nette d'une culture cou-*

vrante » ont été conçus dans cet esprit. Les hypothèses introduites doivent être explicitées et la vérification de leur validité est une phase importante du processus expérimental. Elles délimitent en outre, le nombre des situations réelles qui peuvent être traitées par le modèle. La réalisation d'un modèle opérationnel est un préalable qui devrait être de plus en plus nécessaire à toute approche expérimentale des systèmes complexes tels que ceux auxquels nous avons affaire en écologie, bioclimatologie ou agronomie.

L'utilisation de modèles présente néanmoins un certain nombre de dangers parmi lesquels on en soulignera deux.

Lorsqu'un modèle contient un ou plusieurs termes qui recouvrent des processus ayant pleinement leur sens à une échelle inférieure à celle du modèle (r_m, r_c dans l'assimilation nette de la feuille par exemple) il est très dangereux de considérer le modèle comme une fin en soi au lieu de le tenir pour un outil provisoire d'analyse. A l'extrême, l'expérimentation peut alors devenir, soit une préoccupation secondaire, soit une recherche systématique de justification du modèle avec tous les risques que cela comporte dans le choix des conditions expérimentales ou dans l'analyse des résultats.

C'est un premier danger dont l'existence ne peut pas expliquer cependant, d'une part, une hostilité *a priori* à l'égard des modèles, d'autre part, le poids excessif donné à l'acquisition des techniques de mesure par rapport aux bases théoriques dans la formation de beaucoup de chercheurs.

Un second danger, très proche du premier en fait, consiste à vouloir expliquer à l'aide d'un modèle, défini à une échelle donnée, des faits intégralement inclus dans une échelle inférieure à celle du modèle. L'introduction de la résistance à la carboxylation r_c, par exemple, ne nous apprendra pratiquement rien sur la phase biochimique elle-même, elle permet seulement de la situer globalement par rapport aux autres phénomènes élémentaires intervenant dans l'assimilation nette de la feuille. Les informations obtenues à l'échelle biochimique peuvent, par contre, conduire à modifier la façon dont cette phase intervient dans le modèle d'assimilation. L'intérêt du modèle est alors de replacer ce terme d'analyse dans un ensemble plus vaste (la feuille ou la plante) objet de l'étude. Ces possibilités de synthèse offertes par les modèles sont en définitive leur meilleure justification.

REMERCIEMENTS

A tous ceux qui ont permis la réalisation de cette thèse grâce à leur travail, leurs critiques ou à la liberté qu'ils m'ont accordée.

Une mention toute particulière doit être faite concernant la contribution de mon collègue M. Michel CHARTIER à qui revient le mérite des réalisations ayant permis les expériences rapportées dans la seconde partie de ce travail.

SUMMARY

NET ASSIMILATION OF A CULTIVED CANOPY
II. — RESPONSE OF THE UNIT AREA OF LEAF

Net assimilation of the unit area of the leaf is a very important factor of crop photosynthesis. A theoretical analysis of the net assimilation of the leaf is first proposed for parting the different elementary processes. The following terms are introduced and ways of determination are given :

r_a, resistance of the air for CO_2 diffusion ;

r_s, stomatal resistance for CO_2 diffusion ;

r_m, mesophyll resistance for CO_2 diffusion in liquid phase from the intercellular spaces to the sites of carboxylation inside the chloroplast ;

r_c, carboxylation resistance the value of which is dependent upon the velocity of biochemical reactions of carboxylation ;

α, maximal efficiency of the light energy conversion.

Experimental results concerning a 12 days-old bean plant are presented. Mesophyll resistance r_m appears to be the greatest restraint to CO_2 assimilation at high irradiance (fig. 10).

So studies of diffusion of CO_2 in liquid phase among cellular structures and chloroplast particulary are very important in analyzing net assimilation processes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alvim P. de T., 1965. A new type of porometer for measuring stomatal opening and its use in irrigation studies. *International symposium on the Methodology of Plant Ecophysiology,* Montpellier 1962, 325-329.

Bierhuizen J. F., Slatyer R. O., 1964. An apparatus for the continuous and simultaneous measurement of photosynthesis and transpiration under controlled environmental conditions. C. S. I. R. O. *Aust. Div. Land Res. Reg. Surv.*, Techn. Paper (24), 1-16.

Björkman O., 1968 *a*. Carboxydismutase activity in shade adapted and sun adapted species of higher plants. *Physiol. Plant.*, **21**, 1-10.

Björkman O., 1968 *b*. Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Physiol. Plant*, **21**, 74-99.

Bohning R. H., Burnside C., 1956. The effect of light intensity on rate of apparent photosynthesis in leaves of sun and shade plants. *Amer. J. Bot.*, **43**, 557-561.

Bouchet R.-J., 1963. Evapotranspiration réelle, évapotranspiration potentielle et production agricole. In : *L'eau et la Production végétale*. I. N. R. A. Paris, 151-232.

Bouchet R.-J., de Parcevaux S., Arnoux J., 1963. Amélioration du rendement des végétaux par abaissement de l'évapotranspiration potentielle. In : *L'eau et la Production végétale,* I. N. R. A., Paris, p. 233-241.

Bravdo B., 1967. Decrease in net photosynthesis caused by respiration. *Plant Physiol.*, **43** (4), 479-483.

Chartier P., 1966 *a*. Étude du microclimat lumineux dans la végétation. *Ann. agron.*, **17** (5), 571-602.

Chartier P., 1966 *b*. Étude théorique de la photosynthèse globale de la feuille. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **263** (1), série D, 44-46.

Chartier P., 1966 *c*. Étude théorique de l'assimilation brute de la feuille. *Ann. Physiol. vég.*, **8** (3), p. 167-195.

Chartier P., 1969 *a*. *A model of CO_2 assimilation in the leaf. I. B. P.* Technical Meeting Report Trebon 1969 (sous presse).

Chartier P., 1969 *b*. Assimilation nette d'une culture couvrante. I. Détermination de l'assimilation nette de la culture à partir d'une analyse théorique. *Ann. Physiol. vég.* (sous presse).

Chartier P., Chartier M., Čatskỳ J., 1970. Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis. *Photosynthetica*, **4** (1), p. 48-57.

Costes C., 1960. Absorption et utilisation de l'énergie lumineuse par les végétaux cultivés dans les conditions naturelles. *Ann. Physiol. vég.*, **2**, 175-229.

Cowan I. R., Milthorpe F. L., 1968. Physiological responses in relation to the environment within the plant cover. In : Eckardt F. E. Ed. *Functionning of terrestrial ecosystems at the primary production level.* Proc. Copenhague Symp. Unesco Paris, p. 107-130.

Djavanchir A., 1970. *Contribution à l'étude de la résistance stomatique* (thèse en préparation).

Djavanchir A., 1970. Mise au point d'une chambre de transpiration pour mesurer la résistance stomatique. *Œcol. Plan'.* 301-318.

GAASTRA P., 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. *Meded. Landbouwhogesch. Wageningen*, **59** (13), 1-68.

GABRIELSEN E. K., 1940. Einfluss der lichtfaktoren auf die kohlensaureassimilation der laubblater. *Dansk. botan. Arkiv*, **10** (1).

GORSKI F., 1961. The equation of the light curve of photosynthesis. *Acta Biol. Cracow.*, série Bot., **5** (2), 75-96.

JARVIS P. G., 1970. The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. In : *Plant Photosynthetic Production. Manual of methods.* SESTAK Z., CATSKY J., JARVIS P. G., Ed. Junk La Haye (sous presse).

LAISK A., 1968. Recherches de modèles mathématiques concernant la photosynthèse de la feuille (en russe). In : *Fotosintez i produktivnost rastitelnogo pokrova*, Tartu 5-45.

LAISK A., 1969. Leaf photosynthesis considering stomatal adaptation and light profile. In : *Productivity of photosynthetic systems.* I. B. P. Technical Meeting Trebon (sous presse).

LAKE J. V., 1967 *a*. Respiration of leaves during photosynthesis. I. Estimates from an electrical analogue *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**, 487-493.

LAKE J. V., 1967 *b*. Respiration of leaves during photosynthesis. II. Effects on the estimation of mesophyll resistance. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20**, 495-499.

LINACRE E. T., 1966. *Resistance impeding the diffusion of water vapour from leaves and crops.* Thesis, London.

LUDWIG L. J., SAEKI T., EVANS L. T., 1965. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. I. Experiments with progressive defoliation of mature plants. *Aust. J. biol. Sci.*, **18**, 1103-1118.

MONTEITH J. L., 1963. Gas exchange in plant communities. In : Evans L. T. *Environmental control in plant growth.* Academic Press, New York, and London, 95-112.

MORESHET S., KOLLER D., STANHILL G., 1968. The partitioning of resistances to gaseous diffusion in the leaf epidermis and the boundary layer. *Ann. Bot.*, **32**, 695-701.

MOSS D. N., 1966. Respiration of leaves in light and darkness. *Crop. Sci.*, **6**, 351-354.

MOUSSEAU M., 1967. Les phénomènes de régulation structurale et fonctionnelle de l'appareil photosynthétique de *Teucrium scorodonia* : un mécanisme d'adaptation aux conditions d'éclairement. *Œcol. Plant.*, **2**, 15-26.

NICHIPOROVICH A. A., 1961. Properties of plant crops as an optical system. *Sov. Pl. Physiol.*, **8**, 428-435.

PERRIER A., 1968. Contribution à l'étude des échanges thermiques en biologie végétale. Emploi du photomètre de surface pour la détermination du bilan énergétique des feuilles. *Rev. Générale Thermique*, **7**, 79-80, 721-740.

PERRIER A., 1970. Leaf temperature measurement. In : *Plant Photosynthetic Production. Manual of methods.* Z. SESTAK, J. CATSKY, P. G. JARVIS. Ed. Junk, La Haye (sous presse)

RABINOWITCH E. I., 1951. *Photosynthesis and related processes. Kinetics of photosynthesis.* Interscience Publishers, New York.

RACKHAM O., 1965. Radiation, transpiration and growth in a woodland annual. In : R. BAINBRIDGE, G. C. EVANS, O. RACKHAM. Ed. *Light as an ecological factor.* Blackwell, Oxford, 167-185.

RASCHKE K., 1958. Über den Einfluss der Diffusions widerstande auf die Transpiration und die Temperatur eines Blattes. *Flora*, **146**, 546-578.

WAGGONER P. E., MOSS D. N., HESKETH J. D., 1963. Radiation in the plant environment and photosynthesis. *Agronomy J.*, **55**, 36-39.

WAREING P. F., KHALIFA M. M., TREHARNE K. J., 1968. Rate limiting processes in photosynthesis at light saturating light intensities. *Nature*, **220**, 453-457.

WIT C. T. de, 1965. Photosynthesis of leaf canopies. *Agricultural Research Reports*, Wageningen, 663, 57 pages.

WOOLHOUSE H. W., 1967. Leaf age and mesophyll resistance as factors in the rate of photosynthesis. *Hilger J.*, **11**, 7-12.

ANNEXE

α Rendement lumineux maximal de la photosynthèse de l'unité de surface de feuille par rapport à l'énergie lumineuse incidente (kg de CO_2 joule $^{-1}$).

α_1 Rendement lumineux maximal de la photosynthèse de l'unité de surface de feuille par rapport à l'énergie lumineuse absorbée (kg de CO_2 joule^{-1}).

$\alpha_{1,p}$ Rendement lumineux maximal de la photosynthèse de l'unité de surface de feuille par rapport à l'énergie lumineuse absorbée par les seuls pigments photosynthétiques (kg de CO_2 joule^{-1}).

a Paramètre caractéristique de la relation empirique établie entre la photosynthèse de l'unité de surface de feuille et l'éclairement.

a_i Paramètre caractéristique de la relation théorique établie entre la résistance à la carboxylation et la résistance dans le mésophylle.

m Paramètre caractéristique de la relation théorique entre la photosynthèse de l'unité de surface de feuille et l'éclairement au niveau des sites de carboxylation.

n Pourcentage du CO_2 d'origine respiratoire dégagé dans les espaces intercellulaires.

r_a Résistance à la diffusion du CO_2 dans l'air entourant la feuille (m^{-1} s).

r'_a Résistance à la diffusion de la vapeur d'eau dans l'air entourant la feuille (m^{-1} s).

r_s Résistance à la diffusion du CO_2 à travers les stomates et la cuticule (m^{-1} s).

r'_s Résistance à la diffusion de la vapeur d'eau à travers les stomates et la cuticule (m^{-1} s).

r_m Résistance à la diffusion du CO_2 à travers le mésophylle, depuis les espaces intercellulaires jusqu'aux sites de carboxylation au sein des chloroplastes (m^{-1} s).

r_c Résistance à la carboxylation (m^{-1} s).

C Concentration en CO_2 dans l'air (kg de CO_2 m^{-3}).

C_1 Concentration en CO_2 au niveau des sites de carboxylation dans le chloroplaste (kg de CO_2 m^{-3}).

C'_a Concentration en vapeur d'eau dans l'air (kg de H_2O m^{-3}).

C'_f Concentration saturante en vapeur d'eau à la température de la feuille (kg de H_2O m^{-3}).

D_{CO_2} Constante de diffusion moléculaire du CO_2 dans l'air (0,14 cm^{-2} s^{-1}).

D_{H_2O} Constante de diffusion moléculaire de la vapeur d'eau dans l'air (0,24 cm^2 s^{-1}).

E Éclairement ou énergie lumineuse incidente sur une feuille (W m^{-2}).

E_a Énergie lumineuse absorbée par une feuille (W m^{-2}).

E_{ap} Énergie lumineuse absorbée par les seuls pigments photosynthétiques (W m^{-2}).

N Assimilation nette de l'unité de surface de feuille (kg de CO_2 m^{-2} s^{-1}).

N_{max} Assimilation nette de l'unité de surface de feuille correspondant à la saturation lumineuse (kg de CO_2 m^{-2} s^{-1}).

Q Débit d'air à travers une chambre d'assimilation (m^3 s^{-1}).

R Respiration d'une feuille rapportée à l'unité de surface (kg de CO_2 m^{-2} s^{-1}).

T Température (°C ou °K).

T_R Température du point de rosée (°C ou °K).

T' Transpiration de l'unité de surface de feuille (kg de H_2O m^{-2} s^{-1}).